

N° d'ordre 3221

Série A, n° 1455

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de Paris

POUR OBTENIR

le grade de Docteur ès Sciences Physiques

PAR

A.=M. Monnier

Docteur ès Sciences Naturelles

Chargé de Recherches

Lauréat de l'Académie des Sciences

*Première thèse : Essai d'interprétation physique
de l'excitation électrique des tissus*

Deuxième thèse : Propositions données par la Faculté

Soutenues le 1^{er} janvier 1934 devant la Commission d'examen

MM. L. LAPICQUE, *Président.*

G. URBAIN }
E. DARMOIS } *Examineurs.*

PARIS

HERMANN & C^{ie}, EDITEUR

6, rue de la Sorbonne

1934

N° d'ordre 3221
Série A, n.° 1455

THÈSES

PRÉSENTÉES

A la Faculté des Sciences de Paris

POUR OBTENIR

le grade de Docteur ès Sciences Physiques

PAR

A.=M. Monnier

Docteur ès Sciences Naturelles
Chargé de Recherches
Lauréat de l'Académie des Sciences

*Première thèse : Essai d'interprétation physique
de l'excitation électrique des tissus*

Deuxième thèse : Propositions données par la Faculté

Soutenues le janvier 1934 devant la Commission d'examen

MM. L. LAPICQUE, *Président.*

G. URBAIN }
E. DARMOIS } *Examineurs.*

PARIS

HERMANN & C^{ie}, EDITEUR

6, rue de la Sorbonne

1934

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.
Doyen C. MACRAIN, Professeur, Physique du globe.

Professeurs honoraires
(H. LE CHATELIER.
H. LEBESQUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
Emile PICARD.
Rémy PERRIER.
Léon BRILLOUIN.
GOURSAT.
WALLERANT.
GUILLET.
FICHARD.
FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET	T	Electrotechnique générale.	Eugène BLOCH	T	Physique théorique et physi-
G. BERTRAND	T	Chimie biologique.			que céleste.
Mme P. CURIE	T	Physique générale.	G. BRUHAT		Physique.
M. CAULLERY	T	Zoologie (Evolution des êtres	E. DARMOIS		Physique.
		organisés).	A. DEBIERNE		Radioactivité.
G. URBAIN	T	Chimie générale.	A. DUFOUR	T	Physique (P. C. N.).
Emile BOREL	T	Calcul des probabilités et Phy-	L. DUNOYER		Optique appliquée.
		sique mathém.	A. GUILLIERMOND	T	Botanique (P. C. N.).
L. MARCHIS	T	Aviation.	M. JAVILLIER		Chimie biologique.
Jean PERRIN	T	Chimie physique.	L. JOLEAUD		Paléontologie.
H. ABRAHAM	T	Physique.	ROBERT-LÉVY		Zoologie.
E. CARTAN	T	Géométrie supérieure.	H. MOUTON		Chimie physique.
M. MOLLIARD	T	Physiologie végétale.	F. PICARD		Zoologie (Evolution des êtres
L. LAPICQUE	T	Physiologie générale.			organisés).
E. VESSIOT	T	Théorie des fonctions et théo-	Henri VILLAT	T	Mécanique des fluides et appli-
		rie des transformations.			cations.
A. COTTON	T	Physique.	Ch. JACOB	T	Géologie.
J. DRACH	T	Analyse supérieure.	P. PASDAL	T	Chimie minérale.
Charles FABRY	T	Physique.	M. FRÉCHET	T	Calcul des Probabilités et
Charles PÉREZ	T	Zoologie.			Physique mathématique.
Léon BERTRAND	T	Géologie structurale et géolo-	E. ESCLANGON	T	Astronomie.
		gie appliquée.	Mme RAMART-LUCAS		Chimie organique.
E. BLAISE	T	Chimie organique.	H. BÉCHIN	T	Mécanique physique et expé-
R. LESPIEAU	T	Théories chimiques.			rimentale.
P. PORTIER	T	Physiologie comparée.	Foch		Mécanique expérimentale des
E. RABAUD	T	Biologie expérimentale.			fluides.
P.-A. DANGEARD	T	Botanique.	PAUTHENIER		Physique (P. G. N.).
V. AUGER	T	Chimie appliquée.	DE BROGLIE	T	Théories physiques.
M. GUICHARD		Chimie minérale.	CHRÉTIEN		Optique appliquée.
Paul MONTEL	T	Mécanique rationnelle.	P. JOB		Chimie générale.
P. WINTREBERT	T	Anatomie et histologie com-	LABROUSTE		Physique du Globe.
		parées.	MRENANT		Zoologie.
L. BLARINGHEM	T	Botanique.	VILLEY		Mécanique physique et expé-
O. DUBOSQ	T	Biologie maritime.			rimentale.
G. JULIA	T	Mécanique analytique.	ROHN		Zoologie (P. C. N.).
C. MAUGUIN	T	Minéralogie.	COMBES		Sciences naturelles (P. C. N.).
A. MICHEL-LÉVY		Pétrographie.	GARNIER		Mécanique rationnelle.
H. BÉNARD	T	Mécanique expérimentale des	PÉRÈS		Mécanique des fluides.
		fluides.	HACKSPILL		Chimie (P. C. N.).
A. DENJOY	T	Calcul différentiel et calcul	LAUGIER		Physiologie générale.
		intégral.	TOUSSAINT		Technique Aéronautique.
L. LUTAUD	T	Géographie physique et géolo-	M. CURIE		Physique (P. C. N.).
		gie dynamique.	G. RIBAUD	T	Hautes températures.

Secrétaire A. PACAUD.
Secrétaire honoraire D. TOMBEOK.



A la Mémoire de mes Parents

A mon cher Maître

Louis LAPICQUE

*Professeur de Physiologie générale
à la Sorbonne*

*Membre de l'Académie de Médecine
Membre de l'Institut*

AVANT-PROPOS

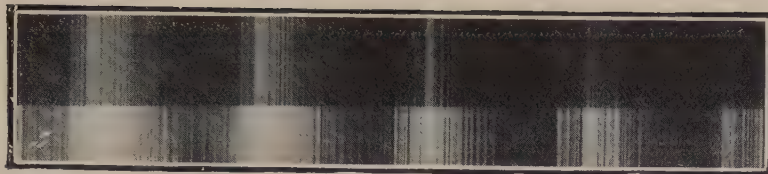
Les recherches exposées ici, poursuivies pendant neuf ans, ont été inspirées par l'enseignement de M. le professeur Lapique. Je me suis proposé d'illustrer les divers phénomènes de l'excitation électrique sous la forme d'un schéma physique simple et de mettre en même temps en lumière le fait essentiel qui ressort des travaux de ce Maître et de son école : à savoir l'importance fondamentale d'une constante de temps, conditionnant pour chaque tissu les diverses modalités de l'action du courant électrique. Durant les années où s'est élaborée cette tentative d'interprétation physique de l'excitation électrique j'ai constamment trouvé auprès de M. le professeur Lapique critiques fécondes et conseils bienveillants. Je voudrais pouvoir montrer ici combien sont profonds mes sentiments de reconnaissance à son égard. En effet, j'attribue l'essentiel de ma formation intellectuelle à son exemple et à la fermeté de sa direction scientifique.

L'emploi d'un oscillographe cathodique m'a permis d'accroître le nombre et la portée des justifications expérimentales des déductions de mes recherches théoriques. C'est au cours d'un séjour à l'Université Washington de Saint-Louis du Missouri, en qualité de Fellow de la Fondation Rockefeller, que les professeur Erlanger et Gasser m'ont initié aux applications qu'ils ont faites de cet instrument en électro-physiologie. J'ai conservé de leur accueil le plus reconnaissant souvenir.

M. le professeur Darmois a bien voulu s'intéresser à ce travail et me donner des conseils d'ordre physique qui m'ont

été très précieux. Je désire lui exprimer ma sincère gratitude.

Enfin je remercie particulièrement ma femme, le Docteur Andrée Monnier-Dumont pour l'aide apportée en de nombreuses expériences, le soin avec lequel elle a exécuté des calculs numériques souvent fastidieux, et sa contribution importante à la présentation matérielle de cet ouvrage.



INTRODUCTION



A propriété de réagir d'une certaine manière sous l'influence d'agents nommés de ce fait « excitants » est une propriété générale de toute matière organisée. L'excitant de choix, c'est-à-dire celui qui exige manifestement le moins d'énergie, est le courant électrique. Ceci n'est point sans doute un effet du hasard. En effet, cette sensibilité toute spéciale des tissus vivants vis-à-vis de l'électricité, outre qu'elle a conduit VOLTA à la découverte de la pile, a permis à MATTEUCI de mettre en évidence le fait que tout organe excité dégage de l'électricité. Actuellement on peut généraliser et dire que tout milieu protoplasmique, quel que soit son degré de différenciation, a ses frontières chargées d'électricité positive. La réponse à l'excitation consiste tout d'abord en une diminution transitoire de cette polarisation (variation négative de DU BOIS REYMOND) laquelle semble toujours se produire avant la mise en route de la fonction spécialisée de l'organe.

En outre, dans les cas où la réponse à l'excitation est un phénomène qui se propage (influx nerveux, onde contractile) on admet [HERMANN (152), LILLIE (223), CREMER (168)], que la propagation est due à l'action stimulante qu'exerce la région électriquement perturbée sur la zone voisine encore au

repos ⁽¹⁾. Il apparaît ainsi que la première manifestation visible de l'activité de tout organe est de nature électrique.

Ce phénomène électrique qui est la réponse à l'excitation a donc une action identique à celle exercée par un courant stimulant préalablement à l'excitation. En conséquence, l'étude de l'excitation électrique dans les conditions expérimentales les plus diverses doit conduire à la connaissance des phénomènes sur lesquels reposent les manifestations électriques de la matière vivante, c'est-à-dire doit révéler la propriété principale de ladite matière.

Nous n'allons pas faire l'historique des recherches expérimentales et théoriques sur l'excitation électrique ⁽²⁾. Nous en indiquerons seulement les étapes essentielles. La première des notions acquises fut celle d'*intensité* : un courant pour être efficace doit être supérieur à une certaine valeur. Il existe un « seuil » de l'excitation électrique.

On s'aperçut ensuite que la *forme* du courant n'était pas indifférente. RITTER remarqua le premier que si on établissait le courant non pas d'emblée, mais par paliers successifs, on pouvait ne pas obtenir d'excitation, bien qu'un courant d'intensité égale à celle du dernier palier, mais établi brusquement, soit largement efficace.

Alors se place la première tentative d'expression des conditions de l'excitation par une loi générale, celle de DU BOIS REYMOND ; loi qui ne tenait compte que des deux facteurs ci-dessus et dont les recherches de FICK (108), de BRÜCKE (43-44) et d'ENGELMANN (87) ont montré l'inexactitude. En effet, il y a lieu de considérer aussi comme essentielle la *durée* de passage du courant. A partir de cette époque, jusqu'à nos jours, les données expérimentales précises concernant les conditions de l'excitation électrique s'accumulent grâce surtout aux travaux de VON KRIES, HOORWEG, WEISS, LAPICQUE, KEITH LUCAS, GILDMEISTER.

⁽¹⁾ Voir les monographies récentes de DAVIS (71) et de GÉRARD (134).

⁽²⁾ Un tel historique se trouve exposé de façon détaillée dans l'ouvrage de Lapique (179).

Au fur et à mesure que ces résultats expérimentaux ont vu le jour des théories ont essayé de les réunir.

NERNST (253) a supposé que l'excitation est conditionnée par l'accumulation de certains sels produite par le courant au voisinage de membranes semi-perméables, accumulation qui tend constamment à diminuer du fait de la diffusion. La loi d'excitation que l'on peut en déduire suit remarquablement les résultats expérimentaux sur des objets les plus divers sauf dans la région des temps de passage un peu longs, dans laquelle elle est totalement inexacte.

Le travail de NERNST a été le point de départ d'études théoriques, conduites par LAPICQUE (179), HILL (154), UMRATH (284), BOUCKAERT (27), et ayant pour but de voir dans quelle mesure l'hypothèse de NERNST, convenablement modifiée, serait capable de rendre compte des diverses lois de l'excitation. La conclusion que tire LAPICQUE (179) de ces travaux est que la loi de NERNST ne traduit qu'une partie des phénomènes. En effet il est difficile de concevoir comment elle pourrait illustrer les énormes différences de constantes de temps que l'étude de tissus de rapidités fonctionnelles diverses met en évidence, les coefficients de diffusion, bases numériques de la théorie, n'accusant pas de pareilles différences.

En outre, certains phénomènes ne peuvent trouver d'explication dans la théorie de NERNST et dans celles qui en dérivent, qu'en y introduisant des hypothèses supplémentaires. Tel est en particulier le cas de l'excitation par *ouverture* du courant.

Toutefois, l'hypothèse que l'excitation serait liée à une polarisation ou à une dépolarisation due au courant a été maintes fois formulée. Des modèles, plus ou moins compliqués et plus ou moins fidèles, ont été proposés comme schéma de la polarisation des tissus. On sait, en effet, que si on néglige les phénomènes de diffusion, la polarisation d'une membrane peut être traitée comme la charge d'un condensateur (HELMHOLTZ). Sur cette base, LAPICQUE (179) a jadis tenté un essai de théorie qui a été repris sous des formes diverses par plusieurs auteurs [EBBECKE (81), BISHOP (16), STROHL et DESGREZ (282)]. Elle

est intéressante du fait qu'elle contient implicitement la théorie de l'addition latente imaginée plus tard par LAPICQUE (178). En outre, elle a été récemment développée par H.-A. BLAIR (23-24) et A.V. HILL (154bis). Mais, comme LAPICQUE lui-même l'a signalé, elle est imparfaite et incomplète dans l'illustration qu'elle offre des résultats expérimentaux.

M. OZORIO DE ALMEIDA (256-257) a édifié une théorie mathématique de l'excitation qui présente dans la plupart des cas un accord numérique remarquable avec l'expérience. Malheureusement, les équations qu'elle utilise n'illustrent aucun phénomène physique connu. De plus, elle exige l'introduction d'hypothèses accessoires pour représenter notamment l'excitation d'ouverture.

Enfin citons la tentative de FABRE (101) qui cherche à expliquer les phénomènes d'excitation par une théorie cinétique ⁽¹⁾.

Ainsi, nous sommes loin d'avoir jusqu'ici une théorie complète de l'excitation électrique. Remarquons que cette absence de théories n'a nullement empêché l'établissement de généralisations fort importantes à partir des résultats expérimentaux.

En effet, LAPICQUE (175) a pu démontrer que tous les tissus, quels qu'ils soient, donnent une courbe (intensité-durée de passage) sensiblement identique sous réserve de choisir des échelles graphiques convenables. La comparaison de l'unité d'abscisse de deux courbes permet de calculer le rapport entre les constantes de temps des processus d'excitation des deux objets respectifs. Pour établir ce rapport, il suffit de comparer les abscisses d'un point arbitrairement choisi, mais occupant une position analogue sur toutes les courbes. On sait que la convention proposée par LAPICQUE (175) consiste à attribuer à ce point une ordonnée égale au double de la *rhéobase*, cette

(¹) Un exposé complet de la théorie de Fabre, publiée jusqu'ici sous une forme succincte, paraîtra dans le *Journal de Physiologie et de Pathologie générale*.

dernière étant l'intensité du courant stimulant de durée indéfinie. L'abscisse de ce point a été nommée *chronaxie*.

Cette notation s'est révélée extrêmement précieuse et a seule permis les généralisations suivantes que nous allons brièvement rappeler. Ainsi LAPICQUE (179) a montré que les conditions expérimentales de l'excitation électrique d'un tissu étaient imposées par sa chronaxie. En outre, il a établi, par des expériences pratiquées tout le long de la série animale, que la rapidité fonctionnelle d'un organe était d'autant plus grande que sa chronaxie était plus petite. Il a indiqué ensuite que la transmission de l'excitation d'un organe à un autre était conditionnée par le rapport de leurs chronaxies respectives. Enfin, M. et L. LAPICQUE (205, 206, 193) ont pu démontrer expérimentalement que la diversité du fonctionnement du système nerveux peut être attribuée à des changements dans les chronaxies de certains de ses éléments. Ces changements seraient de nature à modifier les conditions de passage entre les diverses parties du système nerveux et seraient obtenus par l'intermédiaire de certains centres agissant particulièrement sur la chronaxie des éléments qui leur sont reliés. On sait que les chronaxies ainsi modifiées par action centrale ont reçu le nom de « chronaxies de subordination » (194).

Toute théorie de l'excitation devra donc tenir compte essentiellement de l'influence de la durée de passage du courant (c'est-à-dire de la chronaxie) et enfin, pour être complète, illustrer les changements de chronaxie sous l'influence de la subordination. Quant à la nature du processus qui conditionne la chronaxie on en est actuellement réduit à des hypothèses. La plus intéressante paraît être celle proposée par LAPICQUE (180); la chronaxie dépendrait de l'état colloïdal de la matière excitable de l'organe. A l'appui de cette supposition, M. LAPICQUE et NATAN LARRIER (204-207-251) ont en effet montré que les facteurs qui modifient l'état colloïdal, altèrent parallèlement la chronaxie.

Cependant, malgré cette hypothèse qui promet d'être féconde, l'absence actuelle d'une théorie de l'excitation électri-

que, même incomplètement satisfaisante, est regrettable. En effet, comme l'a dit Lord KELVIN, on ne comprend bien un ensemble de phénomènes que lorsqu'on a réussi à les mettre en équation. Nous allons examiner les conditions nécessaires à cette opération et ses diverses phases.

1° *Obtention de données numériques expérimentales abondantes et précises.* C'est la condition préalable ;

2° *Choix des variables.* Elles sont imposées par les conditions du problème, mais certaines peuvent, en première analyse, être laissées de côté ;

3° *Choix des paramètres.* Comme on cherche à avoir des formules valables pour tous les cas étudiés, on est obligé d'y introduire des paramètres dont les valeurs varieront d'un cas à l'autre et seront caractéristiques de chaque cas. De plus, afin que ces formules soient plus générales il faut pouvoir choisir de nouvelles variables telles que les paramètres caractérisant chaque cas particulier disparaissent. Ceci impose le nombre et la nature des paramètres : ils doivent être en même nombre que les variables et de nature telle que chaque paramètre ait même « dimension » que l'une des variables.

Si cette double condition est remplie, les nouvelles variables utilisées dans chaque cas sont définies par rapport aux paramètres correspondants : l'équation devient alors une équation « réduite » tout à fait générale.

4° *Choix du phénomène principal.* Lorsqu'on se trouve en présence d'un ensemble de phénomènes que l'on désire mettre en équation, il faut rechercher parmi tout l'ensemble des phénomènes envisagés celui qui a le caractère de généralité le plus prononcé, c'est-à-dire celui dont tous les autres peuvent se déduire par voie de conséquence.

C'est donc ce phénomène que l'on essaiera de mettre en équation. Le succès de la méthode que nous venons d'exposer dépend en définitive de la plus ou moins grande généralité du phénomène envisagé. Le but cherché sera atteint si l'équation qui illustre ce dernier phénomène contient *implicitement* tous

les autres phénomènes de l'ensemble considéré. En cas d'échec il faudra s'adresser à un autre phénomène choisi parmi ceux-ci.

L'exemple le plus frappant de l'application de la méthode nous est offert par la thermodynamique dans l'important problème de l'équation d'état des gaz.

L'état d'un gaz est défini par la pression, le volume, la température. On a cru tout d'abord qu'il existait entre ces trois variables la relation simple $PV = RT$, connue sous le nom de loi de Mariotte-Gay Lussac.

Cette formule n'est qu'approchée, comme son autre nom l'indique : loi des gaz « parfaits », par opposition aux gaz « réels ». En effet, établie pour interpréter les indications des thermomètres à gaz, elle n'est pas suffisamment générale, elle ignore notamment les divers états (gazeux, liquide) que peut prendre un fluide suivant les conditions expérimentales. VAN DER WAALS, se basant sur la théorie cinétique des gaz, y a introduit deux paramètres supplémentaires. Dès lors la formule illustre évidemment beaucoup mieux les faits expérimentaux. Mais comme elle possède autant de paramètres que de variables, elle jouit de la propriété précieuse de pouvoir être mise sous forme « réduite ». On sait que si on exprime les paramètres en fonction de la valeur des variables au « point critique » du gaz et que si on prend ces paramètres ainsi définis comme unités de pression, de volume et de température, l'équation obtenue est la même pour tous les gaz. Cette équation est toutefois encore un peu inexacte : des différences systématiques apparaissent entre les chiffres observés et les chiffres calculés. Mais le but cherché a été atteint : on possède une équation d'état des gaz permettant d'illustrer assez convenablement tous les gaz dans n'importe quel état. Les principes de la thermodynamique appliqués à cette équation permettent d'en tirer des conséquences en assez bon accord avec les résultats expérimentaux. Ainsi la formule de VAN DER WAALS remplit le rôle en vue duquel elle a été imaginée, savoir : la synthèse descriptive des phénomènes.

Le deuxième but cherché depuis, est de trouver une équation

tion d'état encore plus fidèle, tout en ne contenant pas plus de trois paramètres et qui soit, non pas empirique comme les précédentes, mais issue d'une théorie vérifiable expérimentalement. Les diverses tentatives n'ont réussi que partiellement. Citons celles de DIETERICI (79) et de LEDUC (218). Pierre WEISS (296) a même démontré qu'aucune formule à trois paramètres ne saurait traduire rigoureusement les faits expérimentaux. Mais ce résultat final négatif n'enlève rien à l'intérêt à la fois théorique et pratique de telles formules. C'est cette idée qu'il faut garder à l'esprit si, en fin de compte, l'équation imaginée pour traduire un phénomène, comme l'excitation électrique des tissus vivants, révèle quelque petit désaccord avec l'expérience. En outre, il est peut-être vain d'espérer, dans ce cas particulier, un accord parfait, si on considère que l'état d'un gaz, qui dépend seulement de trois variables, lesquelles sont susceptibles d'être mesurées avec une haute précision, ne peut être rigoureusement défini par une équation « réduite ». Or l'excitation électrique dépend, comme tout phénomène biologique, de nombreuses variables dont quelques-unes seulement sont susceptibles d'être déterminées et cela avec une exactitude généralement très inférieure à celle avec laquelle on peut définir les variables d'un système physique. En outre, lorsqu'on examine les diverses équations d'état, on remarque que si l'accord n'est pas absolument parfait lorsqu'on examine l'ensemble des gaz, il est au contraire excellent au sein de certains groupes de gaz. Ceci nous indique qu'il ne faut point trop exiger de toute formule générale telle que celle que LAPICQUE a indiquée (179) comme devant traduire la loi d'excitation de tous les tissus. Il est donc évident que si cette loi, par exception, ne suit pas, en certains cas, rigoureusement les données de l'expérience, sa généralité ne doit pas pour cela être mise en doute.

Guidés par ces principes, nous avons cherché à mettre en équation les phénomènes par lesquels se manifeste l'action physiologique du courant électrique. Or, dans ces phénomènes très divers deux variables apparaissent prépondérantes : l'intensité

du courant et la durée de son application. LAPICQUE (179) a montré que ces variables étaient liées à deux paramètres.

Notre équation devra donc être une relation entre deux variables et contenir deux paramètres de mêmes dimensions que celles-ci, cela afin de pouvoir être écrite sous la forme « réduite ». C'est justement ce qu'a établi LAPICQUE (179) lorsqu'il a montré que la loi d'excitation (intensité, durée de passage) était sensiblement de même allure, aux échelles près, pour tous les tissus. On peut dire que deux tissus, stimulés chacun par un courant d'intensité double de leur rhéobase et de durée égale à leur chronaxie sont dans des « états correspondants », à la façon de deux gaz, également éloignés de leur point critique et représentés par une même valeur de l'équation réduite de VAN DER WAALS.

On sait combien suggestives sont ces équations réduites et combien elles se montrent d'emploi fécond dans l'interprétation de nombreuses propriétés de la matière, ainsi que l'a souligné Pierre CURIE (69). C'est même cet aspect de la loi de LAPICQUE qui a suscité notre présent travail.

Mais remarquons que la loi d'excitation par courants constants, qui a servi de base à la généralisation féconde de LAPICQUE, n'est pas le phénomène le plus général de l'excitation électrique, ce qui explique en partie l'échec des diverses théories auxquelles elle a servi de fondement. En effet, cette loi ne renseigne pas, par exemple, sur l'allure des modifications subies par un tissu pendant tout le passage d'un courant quelque peu prolongé.

Nous avons donc cherché quel est le phénomène de l'excitation électrique ayant le caractère de généralité le plus marqué, afin de modeler sur lui une équation répondant aux conditions ci-dessus. Nous croyons l'avoir trouvé dans ce que nous allons dorénavant appeler « état d'excitation ».

On sait, en effet, depuis TIGERSTEDT (283) que lorsqu'un nerf est soumis à un courant électrique sous-liminaire, son excitabilité, que l'on peut caractériser par l'inverse de l'intensité d'un bref stimulus électrique, croît durant les premiers

instants de passage du courant, passe par un maximum et décroît ensuite, pour subir des variations inverses consécutivement à la rupture du courant. Ce phénomène, que l'on peut identifier avec le « Erregung » des auteurs allemands, a été récemment étudié avec beaucoup de précision par BISHOP (16), ERLANGER et BLAIR (91-92), GILSON et PEUGNET (140). Nous dirons donc que sous l'influence du courant constant « l'état d'excitation » croît, passe par un maximum et décroît. Si son amplitude maxima dépasse une certaine valeur l'excitation s'ensuit.

Indiquons que ECCLES et SHERRINGTON (84-96) ont été amenés à supposer que les influx nerveux afférents, émis par les terminaisons sensorielles périphériques, produisent dans les centres moteurs réflexes un phénomène d'allure tout à fait semblable à celui indiqué ci-dessus, phénomène qu'ils ont justement nommé « état d'excitation central ».

Nous nous sommes donc proposé de rechercher à représenter cet « état d'excitation » par une fonction : 1° aussi simple que possible ; 2° ne contenant que deux variables et deux paramètres de façon à pouvoir être mise sous forme réduite ; 3° d'un type traduisant des phénomènes physiques ou chimiques connus.

Ensuite, nous avons réalisé un schéma physique dont une des caractéristiques obéit à ladite formule et tant par ce modèle qu'au moyen du calcul, il nous a été possible de rendre compte qualitativement et quantitativement d'un très grand nombre de phénomènes d'excitation, et cela, sans qu'il soit nécessaire, à chaque instant, de faire appel à de nouvelles hypothèses. Notre schéma permet de ranger les phénomènes de l'excitation dans une classe beaucoup plus générale, celle des systèmes apériodiques. Les conséquences de cette généralisation sont susceptibles d'une vérification expérimentale que nous avons exécutée. Celle-ci nous a d'ailleurs révélé le mécanisme probable de la conduction irréciproque dans les centres ce qui nous a permis d'interpréter certaines modalités de la conduction dans l'arc réflexe et dans le cœur.

De plus, notre schéma rend clairement compte de certains phénomènes paradoxaux qui semblaient à tort infirmer la généralisation de LAPICQUE : par exemple la dualité des processus d'excitation (FABRE) (102), la forme de la réponse à la stimulation itérative (BISHOP et HEINBECKER) (22).

En outre, il explique divers phénomènes, comme certains aspects de l'inhibition, notamment l'inhibition dite de WEDENSKY (292) qui trouvaient difficilement place dans les théories précédentes. Mais, tel quel, notre schéma ne peut rendre compte de deux groupes de phénomènes d'importance fondamentale : 1° il ne donne aucune image du fait que la surface externe de toute cellule vivante est normalement électro-positive par rapport à l'intérieur de celle-ci. Il n'illustre donc pas la relation qui existe entre les paramètres de l'excitabilité et cette polarisation, notamment quand celle-ci est artificiellement modifiée par un courant continu permanent (phénomènes d'électrotonus); 2° il ne fournit aucune explication de la subordination nerveuse de LAPICQUE, c'est-à-dire de l'action des centres sur les chronaxies motrices périphériques, action qui se révèle de plus en plus comme étant un mécanisme essentiel du système nerveux.

Or des recherches récentes⁽¹⁾ [MONNIER et JASPER (246-247-248-249)] ont établi l'existence d'une étroite analogie entre les phénomènes de subordination et ceux de l'électrotonus. En effet lorsque la subordination s'exerce sur une fibre nerveuse, la polarisation de cette dernière est modifiée, les autres caractéristiques de la fibre (rhéobase, chronaxie, vitesse de propagation d'influx, etc.) sont alors altérées au même degré et dans le même sens que l'on pourrait les modifier expérimentalement au moyen d'un électrotonus provoquant une variation de la polarisation semblable à celle observée lors de la subordination.

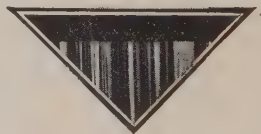
Ces résultats nous ont incités à perfectionner notre schéma de l'excitation de façon à le rendre capable de traduire la rela-

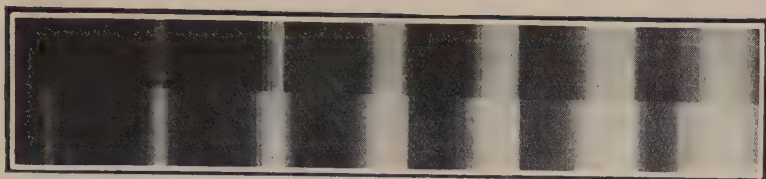
(¹) Pour l'exposé détaillé de celles-ci voir A. M. MONNIER (242bis).

tion entre les paramètres de l'excitabilité et la polarisation. En conséquence il est dorénavant possible, par son intermédiaire, d'illustrer assez fidèlement à la fois les phénomènes d'électrotonus et les effets de la subordination. La modification que nous avons apportée au schéma dans ce but n'a rien d'arbitraire, car elle se justifie par des arguments d'ordre expérimental et, en outre, elle lève du même coup quelques difficultés rencontrées à propos de l'interprétation de certains phénomènes dont le schéma, dans sa forme primitive, ne donnait qu'une image imparfaite. De plus, cette modification entraîne un accord remarquable entre l'« état d'excitation » représenté par le schéma et l'état d'excitation tel qu'il résulte des données expérimentales d'ERLANGER et BLAIR (91-92) et de GILSON et PEUGNET (140).

Ainsi nous nous sommes efforcés de réunir en un tout homogène, présentant une analogie avec des phénomènes physico-chimiques, et susceptible d'être saisi par le calcul, les divers phénomènes par lesquels se manifeste l'activité électrique des tissus vivants. Cela nous a permis de vérifier dans son ensemble la théorie chronologique du système nerveux, proposée par LAPICQUE (181), d'en donner une représentation concrète au moyen de laquelle nous avons pu en tirer des conséquences imprévues. Celles-ci, susceptibles de vérification expérimentale, permettent de faire rentrer dans ladite théorie certains phénomènes qui, à priori, semblaient ne pouvoir être interprétés par elle.

Comme tout travail de ce genre, le nôtre n'est qu'une étape. Nous indiquerons toutefois dans quelle direction les recherches nous semblent devoir être poussées afin de pénétrer plus avant dans la connaissance intime des phénomènes.





CHAPITRE PREMIER

Schéma de l'excitation électrique



OUS avons défini l'« état d'excitation » comme étant un phénomène qui, dès la fermeture du courant stimulant, croît, passe par un maximum et revient lentement à son niveau initial. Or, on ne peut qu'être frappé par la similitude d'une telle allure avec celle d'un grand nombre de phénomènes naturels, par exemple,

l'élongation d'un galvanomètre balistique suffisamment amorti, la décharge apériodique d'un circuit oscillant et surtout certaines réactions chimiques (réactions consécutives).

Nous avons, au début de ces recherches, il y a neuf ans, imaginé un circuit électrique simple qui présente à ses bornes une différence de potentiel de cette allure. On aperçoit immédiatement l'avantage d'un tel modèle sur un concept purement mathématique : il est possible, au moyen de dispositifs enregistreurs de traiter les cas dont le calcul serait laborieux.

Il est bien évident qu'il n'y a pas lieu de rechercher des analogies structurales entre les différents éléments de ce circuit et des dispositions anatomiques, au rebours de ce qu'ont tenté, entre autres, EBBECKE (81-82-83), BISHOP (16), STROHL et DESGREZ (282). Nous nous sommes préoccupés, tout d'abord, uniquement de rechercher une analogie de forme, d'allure, entre

une caractéristique électrique d'un circuit et le phénomène, encore inconnu quant à son essence, dénommé : « état d'excitation ».

Considérons (fig. 1) un circuit composé de deux condensateurs C_1 C_2 en série, relié par des résistances r_1 r_2 . Le point commun des condensateurs est relié au point commun des résistances par une résistance R faible vis-à-vis de r_1 et r_2 . Selon

un langage plus général ce circuit est un pont de Wheatstone déséquilibré.

Faisons circuler dans R par l'intermédiaire des bornes CD un courant I . Il s'établit aux bornes CD une différence de potentiel égale à RI . Chaque condensateur va se charger à ce potentiel.

La différence de potentiel V entre A et B, égale à $V_1 - V_2$ sera nulle en régime permanent, c'est-à-dire quand les condensateurs seront chargés au même potentiel, car ils sont montés en opposition. Si les constantes de temps $r_1 C_1$ et $r_2 C_2$ sont différentes l'une de l'autre, les condensateurs se chargent avec une vitesse différente et la différence de potentiel V entre A et B n'est alors plus constamment nulle, car les condensateurs ne sont pas,

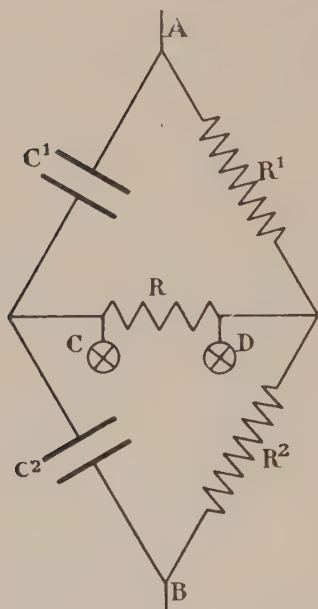


FIG. 1. — Modèle électrique du schéma de l'excitation.

à chaque instant durant le régime variable, chargés au même potentiel. Nous supposons que l'excitation se produit quand cette différence de potentiel V , image de l'« état d'excitation », atteint une certaine valeur L . Cette dernière hypothèse est une image du « tout ou rien ».

Recherchons maintenant l'expression de cette différence de potentiel V .

$$V = V_1 - V_2 \quad (1)$$

$$V_1 + r_1 c_1 \frac{dV_1}{dt} = RI \quad (2)$$

$$V_2 + r_2 c_2 \frac{dV_2}{dt} = RI \quad (3)$$

Deux procédés s'offrent à nous : soit intégrer séparément les équations linéaires du premier ordre (2) et (3), et former la différence $V_1 - V_2$, soit rechercher et intégrer l'équation différentielle du deuxième ordre qui directement donne V . Ce deuxième procédé est évidemment plus élégant, mais un peu plus abstrait que le premier, lequel fractionne la difficulté en étapes que l'esprit peut mieux saisir. C'est pourquoi nous utiliserons tout d'abord cette voie détournée.

L'intégration diffère suivant la forme du courant stimulant.

STIMULATION PAR UN COURANT CONSTANT

Dans ce cas l'intégration des équations (2) et (3) est immédiate et nous obtenons :

$$V_1 = RI \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) \quad (4)$$

$$V_2 = RI \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau_2}} \right) \quad (5)$$

$$V = RI \left(e^{-\frac{t}{\tau_2}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) \quad (6)$$

en posant $\tau_1 = r_1 c_1$ et $\tau_2 = r_2 c_2$

La courbe qui traduit l'équation (6) présente un maximum pour un temps θ dont nous verrons l'intérêt plus loin.

Ce temps θ est celui pour lequel $\frac{dV}{dt} = 0$. Sa valeur est :

$$\theta = \frac{\log \text{nép} \frac{\tau_2}{\tau_1}}{\frac{1}{\tau_1} - \frac{1}{\tau_2}}$$

Considérons cette courbe en donnant à I des valeurs croissantes (fig. 2) et traçons une droite parallèle à l'axe des temps d'ordonnée L qui représente le seuil de l'excitation.

$I < I_0$ l'excitation n'est pas atteinte.

$I = I_0$ l'excitation est obtenue avec l'intensité minima

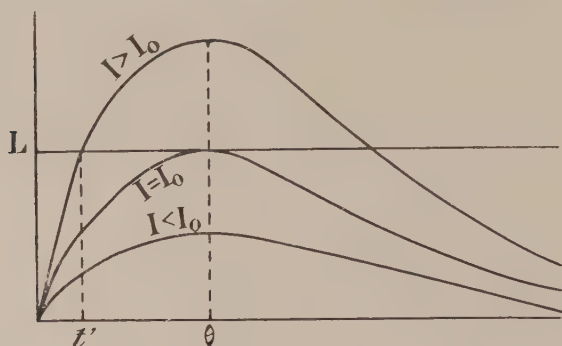


FIG. 2. — « Etats d'excitation » d'amplitudes diverses : infra-liminaire ($I < I_0$), liminaire ($I = I_0$), supra-liminaire ($I > I_0$).

et atteinte au bout du temps θ . Il est inutile de faire passer le courant pendant un temps supérieur à θ car au delà V décroît. θ correspond donc au *temps utile* [LAPICQUE (179)].

$I > I_0$ l'excitation est obtenue au bout d'un temps $t' < \theta$. Le reste de la branche montante et la branche descendante de la courbe n'interviennent pas dans l'excitation, car celle-ci s'est déjà produite. Nous pouvons donc couper le courant I à l'instant t' ou bien le laisser passer indéfiniment, l'excitation sera atteinte dans les deux cas. Si avec ce même courant nous réduisons la durée de passage nous n'aurons pas d'excitation ⁽¹⁾. L'intensité nécessaire à l'excitation en fonction de la durée de

⁽¹⁾ Considérer la loi d'excitation comme l'inverse d'un phénomène d'allure supposée connue n'est certes pas un raisonnement inédit. Il a été utilisé, entre autres, par Nernst (253), Lapique (179), Hill (154), Ozorio de Almeida (256-257), H. A. Blair (23-24).

passage a pour expression, si nous remplaçons dans (6) V par L :

$$I = \frac{L}{R \left(e^{-\frac{t}{\tau_2}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right)} \quad (8)$$

La loi de l'excitation est représentée par cette formule jusqu'au temps utile θ , à partir duquel elle se raccorde tangentiellement avec une parallèle à l'axe des temps. Cette courbe a une allure qui se rapproche grosso modo de celle de la loi expérimentale classique à la condition de choisir pour le rapport K des constantes de temps $\frac{\tau_1}{\tau_2}$

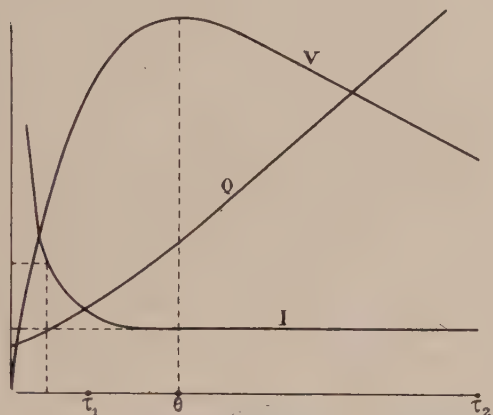


FIG. 3. — « Etat d'excitation » V, intensité liminaire I, quantité Q, en fonction de la durée de passage du courant.

une valeur convenable. La figure 3 montre l'allure des différentes courbes : V, I et Q ou It pour une valeur de K égale à 6. En effet la forme de ces courbes dépend uniquement du rapport K. Notamment la partie descendante de l'« état d'excitation » s'allonge au fur et à mesure que K croît. Nous avons, au début de ces essais attribué à K la valeur 6 afin de nous rapprocher de la forme des décharges de double condensateur utilisées par LAPICQUE (174) lors de ses expériences d'excitation sélective. Or, ces décharges peuvent s'exprimer par la différence de 2 exponentielles dont les constantes de temps sont entre elles dans le rapport 6 (exactement 5,85). LAPICQUE avait choisi ce chiffre afin d'obtenir des stimuli d'allure semblable à celle de la variation négative des nerfs. Par analogie, nous

avons supposé que l' « état d'excitation » lui aussi pouvait être dépeint par une double exponentielle caractérisée par $K = 6$. Des expériences physiologiques ultérieures, que nous décrirons (chapitre VII), conduisent à attribuer à K une autre valeur.

La loi d'excitation (8) peut donc se mettre sous la forme :

$$I = \frac{a}{e^{-\frac{t}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}}} \quad (9)$$

Cette formule ne contient que deux constantes : une intensité a , fonction de la rhéobase et un temps caractéristique τ_1 , évidemment proportionnel à la chronaxie. Elle peut donc servir à la définition rationnelle de l'excitabilité. Malheureusement la courbe correspondante s'écarte systématiquement de la courbe expérimentale générale dans les temps courts. Cet écart est mis en évidence sur la courbe des quantités (It) . Cette dernière courbe, en effet, est dépourvue de point d'inflexion car elle est en tous points convexe vers l'axe des temps et de plus, elle ne tend pas vers l'origine des coordonnées.

Nous ne discutons pas, pour l'instant, les raisons de ce désaccord ⁽¹⁾. Devant les analogies frappantes et nombreuses entre le calcul et l'expérience que nous avons rencontrées nous nous sommes crus autorisés à, temporairement, laisser cette difficulté de côté. Il est toutefois évident que l'accord numérique entre les déductions ultérieures que nous tirerons de notre schéma de l'excitation et les faits expérimentaux, laissera toujours davantage à désirer dans la zone des temps courts que dans la région des durées longues.

(¹) Pourtant, dès maintenant, nous pouvons indiquer la direction selon laquelle cette discussion sera orientée. En effet, un des processus essentiel, préliminaire de l'excitation, semble bien être un changement de polarisation. Or, Lapicque a montré que les fonctions exponentielles ne peuvent donner des phénomènes de polarisation qu'une image approximative (179). Seulement les exponentielles sont, parmi les fonctions croissantes et décroissantes du temps, de beaucoup les plus maniables (Raibaud [261]).

Nous pouvons calculer la « chronaxie » Cx en fonction de τ_1 . L'équation qui lie ces deux quantités est transcendante mais peut se résoudre graphiquement avec facilité :

Pour $K = 6$ on a :

$$\begin{aligned}\text{« temps utile »} &= 2,15 \tau_1 ; \\ Cx &= 0,45 \tau_1 ;\end{aligned}$$

c'est-à-dire que le « temps utile » est égal à 4,77 chronaxies. On sait qu'en réalité le temps utile est de 8 à 10 chronaxies, selon LAPICQUE (179). Cet écart provient du désaccord entre la loi calculée et la loi expérimentale établie par LAPICQUE dans la zone des temps courts que nous venons de signaler.

STIMULATION PAR OUVERTURE DE COURANT

Considérons de nouveau le circuit. Nous avons vu qu'en prolongeant le courant, la différence de potentiel V image de l'« état d'excitation » après avoir passé vers un maximum, tend vers zéro. Mais les charges opposées des deux condensateurs ne sont plus nulles. Donc, si nous coupons le courant I les condensateurs vont se décharger selon une loi identique à celle de leur charge c'est-à-dire avec des vitesses différentes. Il y aura donc entre les bornes extrêmes A et B une différence de potentiel identique à celle que nous venons d'étudier mais de signe opposé. Ce changement de signe est une image de l'excitation d'ouverture qui se produit à l'anode tandis que celle de fermeture naît à la cathode.

Arrivés en ce point de notre étude, étant données les analogies curieuses entre ce schéma et la réalité, il nous a paru intéressant d'en rechercher les lois numériques précises. Cela est facile au moyen du calcul bien que les équations soient transcendantes. Mais outre que cette façon d'opérer est assez lente, elle fait perdre au schéma toute sa valeur illustrative. La solution élégante (que d'ailleurs nous avons plus tard utilisée) eut consisté à enregistrer la différence du potentiel V , aux

bornes AB du circuit (fig. 1) au moyen d'un oscillographe. Comme au début de ces recherches nous ne disposions pas d'un tel instrument, L. LAPICQUE nous a suggéré un modèle hydraulique équivalent de notre circuit électrique, de même qu'il a avantageusement traduit, dans ses différents modèles de la diffusion ionique, le courant électrique par un courant d'eau, (179).

MODÈLE HYDRAULIQUE (fig. 4)

Un fléau de balance à bras égaux supporte deux tubes de verre C_1 , C_2 d'environ 1 mètre de longueur et deux centimètres de diamètre ; ces tubes sont l'image des condensateurs du cir-

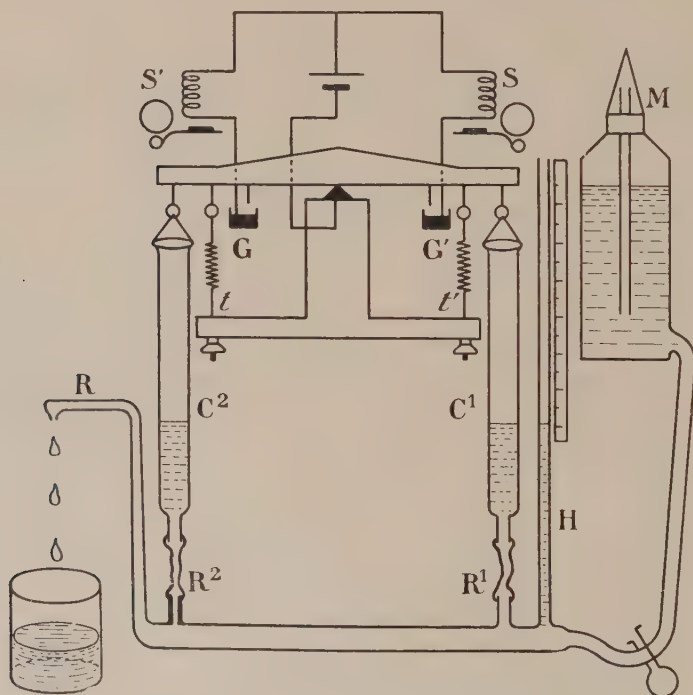


FIG. 4. — Modèle hydraulique du schéma de l'excitation.

cuit précédent. Sur chaque bras du fléau se trouve un contact susceptible de prolonger dans un godet de mercure G. Le fléau est maintenu en équilibre par des ressorts t , t' , à tension réglable. Quand, par exemple, l'excès d'eau dans le tube de droite surpasse la tension du ressort le fléau s'incline et le contact de droite se ferme. Le tintement d'un timbre électrique S représente l'excitation (l'excitation cathodique par convention).

Si l'excès d'eau se trouve dans le tube de gauche, le fléau s'incline de ce côté et la fermeture du contact correspondant est censée représenter alors l'excitation anodique. L'eau provient d'un vase de Mariotte M dont la hauteur peut varier. Une pince sur le tuyau d'arrivée permet d'établir ou d'interrompre le courant d'eau. L'eau parvient simultanément à la base des tubes à travers des tuyaux étroits R_1 et R_2 qui sont l'image des résistances. Ces résistances sont de valeurs inégales, celle de gauche R_2 est plus importante que celle de droite R_1 . Enfin une fuite, constituée par un petit tuyau étranglé et recourbé, permet aux tubes de se vider et représente la résistance R.

Réglage des seuils. — L'excès d'eau dans chacun des deux tubes nécessaire à l'établissement des contacts représente un seuil et s'évalue en grammes d'eau. Le réglage de la tension des ressorts ainsi que la course des contacts permet de déterminer la valeur des seuils.

Mesure des résistances. — Les trois résistances correspondant à R, R_1 , R_2 sont formées par des tubes de verre étroits. Néanmoins, comme le diamètre de ceux-ci n'est pas très petit, l'écoulement de l'eau n'est régi qu'approximativement par la loi de POISEUILLE. C'est ainsi que ces résistances (calculées selon l'analogie électrique comme étant le quotient

$$\frac{\text{Hauteur d'eau}}{\text{Débit dans l'unité de temps}}$$

croissent notablement avec le débit (voir tableau 1) et cela

d'autant plus qu'elles sont plus petites, c'est-à-dire constituées par un tube de plus grand diamètre.

TABLEAU I

MODÈLE HYDRAULIQUE,

Valeur des résistances en fonction de la hauteur d'eau

		Hauteurs d'eau en centi- mètres	Volumes d'eau débités	Temps en secondes	Valeur des résis- tances
Résistance de fuite R	{	19,5	118,5	30	4,95
		43,5	219,5	36	7,15
		51	132,5	20	7,70
Résistance R ₁	{	20'	116,5	15	2,58
		40,5	141,5	15	4,28
		43,5	205,5	21,2	4,49
Résistance R ₂	{	19	76,5	60	14,9
		50,5	104,5	60	29,6

Ainsi du fait de la variation des résistances durant le fonctionnement, le modèle hydraulique n'est que la traduction approchée du modèle électrique. Ceci n'enlève rien à sa valeur démonstrative et ne change pas l'allure générale des phénomènes.

ENREGISTREMENT DE « L'ÉTAT D'EXCITATION »

Nous avons admis que la différence des tensions aux bornes des condensateurs dans le modèle électrique ainsi que la différence des hauteurs d'eau dans les tubes du modèle hydraulique représentaient à chaque instant une image de l' « état d'excitation ». Les tubes d'eau étant cylindriques, les poids d'eau qu'ils contiennent sont proportionnels à la hauteur de l'eau dans lesdits tubes. Le déplacement angulaire du fléau, équilibré par les ressorts, est donc conditionné par la différence des hauteurs d'eau dans les tubes. Si ce déplacement angulaire est enregistré en fonction du temps la courbe obtenue traduit l' « état d'excitation ».

Mode opératoire. — Le centre de la membrane d'une capsule de Marey était attaché à un des bras du fléau en un point peu éloigné du couteau central. Ainsi la flèche de la membrane était proportionnelle au déplacement angulaire du fléau. Par l'intermédiaire d'un tuyau de caoutchouc cette capsule était reliée à une autre dont la membrane attaquait une plume. Celle-ci traçait sur le papier enfumé d'un cylindre enregistreur une courbe représentant l'amplitude des déplacements du fléau de part et d'autre de sa position d'équilibre.

Nous pouvons admettre que la déformation des ressorts, le déplacement angulaire du fléau et les flèches des membranes étaient proportionnels à la différence des poids d'eau contenus dans chaque tube. Les figures 5 et 6 sont des calques de graphiques obtenus dans ces conditions. La partie gauche du tracé inférieur de la figure 5 représente donc « l'état d'excitation » lors d'une « stimulation » par courant constant ; le tracé supérieur indique le temps en secondes.

En outre, nous avons enregistré sur le même graphique les pressions ou hauteurs d'eau, simultanément à la base des deux tubes, à l'aide de manomètres à mercure utilisés d'ordinaire pour l'enregistrement des pressions artérielles.

Le tracé situé immédiatement au-dessus de « l'état d'excitation » représente la variation de la hauteur d'eau dans le tube de gauche, lequel s'est rempli le plus lentement. De même le tracé situé au dessus de ce dernier montre le remplissage plus rapide du tube de droite.

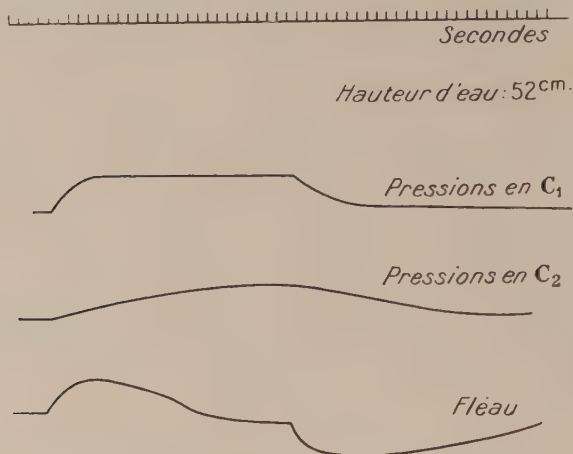


FIG. 5. — Modèle hydraulique. — Tracés des pressions dans les tubes et du mouvement résultant du fléau.

La partie droite des tracés de la figure 5 représente les pressions dans les tubes et leur résultante quand après un passage prolongé du courant, celui-ci est brusquement interrompu. La résultante a même allure que la précédente mais elle est de signe opposé. Ceci confirme ce que nous avons dit précédemment sur le changement de signe du phénomène résultant qui se produit à l'ouverture du courant et qui constitue une image fidèle de l'excitation d'ouverture. L'influence de la durée du passage préalable sur l'excitation d'ouverture est visible sur un des graphiques calqués figure 6 (tracé supérieur). L'ouverture a eu lieu avant le retour de l'état d'excitation au niveau primitif, l'amplitude négative maxima du phénomène consécutif à

l'ouverture est plus réduite, ce qui, par analogie conduirait à relever l'intensité du courant pour retrouver l'excitation. Les tracés de « l'état d'excitation », après leur phase descendante, ne reviennent pas exactement au niveau initial. Cette imperfection, qui est une source d'erreur dans les mesures, est due au calibrage imparfait des tubes C_1 et C_2 .

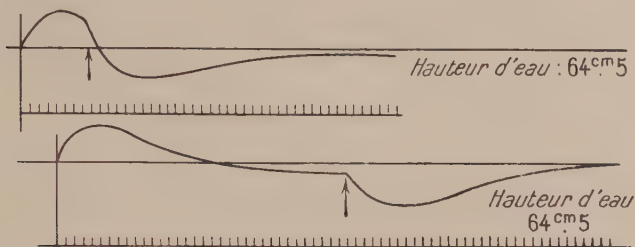


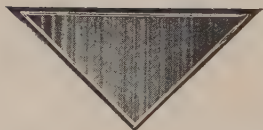
FIG. 6. — Modèle hydraulique. Tracé du mouvement du fléau provoqué par un passage de courant interrompu à l'instant marqué par les flèches.

Mesure directe du temps utile et de la chronaxie de fermeture. — La courbe qui représente « l'état d'excitation » permet de mesurer graphiquement cette « chronaxie » avec précision. En effet, on peut démontrer que l'intersection de cette courbe avec une parallèle à l'axe des temps d'ordonnée égale à la moitié de l'ordonnée maxima de la courbe, représente la « chronaxie ». (Voir fig. 3.)

Nous avons mesuré par ce procédé la « chronaxie » de fermeture du modèle hydraulique sur 6 graphiques et nous avons toujours trouvé un chiffre de 6,5 secondes.

Les graphiques ont aussi permis de calculer la valeur du temps utile qui est, comme nous l'avons vu, égal à la durée de la partie ascendante de la courbe. Ce temps utile s'est trouvé être sensiblement égal à trois « chronaxies ». C'est un chiffre inférieur à celui indiqué, par le calcul, sur le circuit électrique équivalent, dont les constantes de temps sont dans le rapport 6.

Mais cet écart n'a rien de surprenant, si on considère que les constantes de temps du modèle hydraulique ne sont jamais, au cours du fonctionnement, dans un rapport invariable, en raison de la variation des résistances avec la hauteur d'eau (voir tableau I). Ainsi le modèle hydraulique ne représente le schéma de l'excitation que d'une manière approchée, quoique fort démonstrative, comme nous le verrons aux chapitres suivants.





CHAPITRE II

Stimulation par courants rectangulaires

LOIS D'EXCITATION



ELLES ont été déterminées au moyen du modèle hydraulique décrit au chapitre précédent, en mesurant la hauteur d'eau juste nécessaire à l'obtention d'un seuil donné en fonction du temps d'écoulement. Le seuil était considéré comme atteint lorsque le fléau s'était incliné jusqu'à l'établissement du contact, ce qu'in-

diquait le tintement de la sonnerie.

La courbe correspondant aux intensités était obtenue en admettant la proportionnalité des hauteurs d'eau et de l'intensité, ce qui n'est qu'approximatif, ainsi que nous l'avons vu. D'autre part, la courbe proportionnelle aux quantités était obtenue en multipliant la hauteur d'eau par le temps de passage.

LOI D'EXCITATION DE FERMETURE

Cette loi était déterminée de la manière suivante : on serrait la pince d'amenée de façon que le courant d'eau s'établisse brusquement. Le tube de droite étant relié au tuyau d'amenée par une résistance plus faible que celui de gauche, ce dernier tube se remplissait moins vite que le premier, le fléau

penchait donc à droite et le contact de ce côté finissait par se fermer. On notait le temps qui s'écoulait entre l'établissement du courant et le tintement de la sonnette S, puis on lisait la hauteur d'eau sur le tube gradué H. Ensuite on refermait la pince, les tubes se vidaient avec des vitesses inégales, le tube de droite plus vite que celui de gauche, le fléau s'inclinait à gauche et parfois suffisamment pour qu'il y ait contact (image de l'excitation d'ouverture). Les tubes vidés, on hissait le vase de Mariotte M à des hauteurs différentes et on répétait l'expérience, ce qui donnait un autre point de la courbe.

TABLEAU II

MODÈLE HYDRAULIQUE

*Loi d'excitation de fermeture**Seuil = 10 grammes*

h Hauteurs d'eau en centimètres	T Temps de passage en secondes	Q Valeur du pro- duit h T pro- portionnel aux quantités d'eau
15,5	∞	
17,5	11	192
23,5	7,5	176
31,5	5,7	180
49,5	3,7	183
63,5	3,0	190
74,5	2,5	186

Dans le tableau II se trouve un ensemble de mesures qui ont permis de construire la courbe des intensités en fonction du temps. Cette courbe (fig. 7) se rapproche de l'allure clas-

sique, elle est convexe vers l'origine des coordonnées, toutefois ainsi qu'il était prévu, la courbe des quantités s'écarte de la courbe expérimentale observée sur les tissus pour les temps courts. Ces deux courbes sont d'ailleurs assez semblables à celles que nous avons précédemment calculées sur le circuit électrique, à cela près que la loi des quantités passe par un minimum et se relève légèrement dans la région des temps

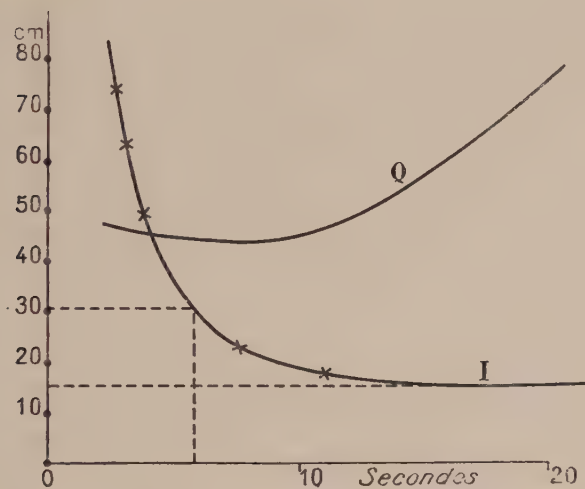


FIG. 7. — Modèle hydraulique. Lois d'excitation de fermeture. Hauteur d'eau I et quantité Q liminaires en fonction de la durée de passage.

courts. Ceci s'explique si on considère que dans cette région, les pressions et les débits d'eau étant élevés, les résistances sont accrues (voir tableau I). Cette augmentation de résistance doit être compensée par un accroissement de la hauteur d'eau ce qui se traduit par un relèvement de la courbe des quantités. On peut aisément, sur la courbe des intensités, mesurer la chronaxie, celle-ci est d'environ 6 secondes (exactement 5,8 sec.). Ce chiffre est très voisin de celui que nous avons déterminé graphiquement sur le tracé du mouvement du fléau, lequel est

l'image de l'« état d'excitation ». En effet, on peut, sur ce tracé, calculer la « chronaxie » de la même manière que sur la figure 3. Il est évident que la chronaxie est égale à l'abscisse correspondant à la *moitié* de l'amplitude maxima de l'« état d'excitation ».

LOI D'EXCITATION D'OUVERTURE

Pour déterminer cette loi, on prolongeait le passage du courant d'eau pendant un temps égal ou supérieur à celui nécessaire à l'obtention du seuil de fermeture. On obtenait évidemment tout d'abord cette excitation de fermeture puis, sitôt le courant d'eau interrompu, le tube de droite se vidait plus vite et le fléau s'inclinait à gauche, et au bout d'un certain temps le contact correspondant se fermait et la sonnerie retentissait annonçant que le seuil était atteint. On notait le temps pendant lequel l'eau avait circulé ainsi que la hauteur d'eau sous laquelle s'effectuait cette circulation (voir tableau III).

TABLEAU III

MODÈLE HYDRAULIQUE

Loi d'excitation d'ouverture

Seuil = 10 grammes

h	T	Q
15,5	∞	
23,5	40	940
31,5	33	1040
49,5	23	1140
83,5	14	1170
94,5	13	1230

Les courbes (fig. 8) qui traduisent ce tableau sont ana-

logues à celles qui représentent la loi de fermeture, seulement l'échelle des temps y est plus grande. Il est possible de calculer sur la courbe des hauteurs d'eau une « chronaxie » d'ouverture, laquelle est d'environ 30 secondes, soit sensiblement 5 fois la chronaxie de fermeture.

Or d'après CARDOT et LAUGIER (48), qui ont étudié avec précision les lois chronologiques de l'excitation d'ouverture, la chronaxie d'ouverture est d'environ dix fois celle de fermeture. De plus, il résulte des expériences récentes de DÉRIAUD

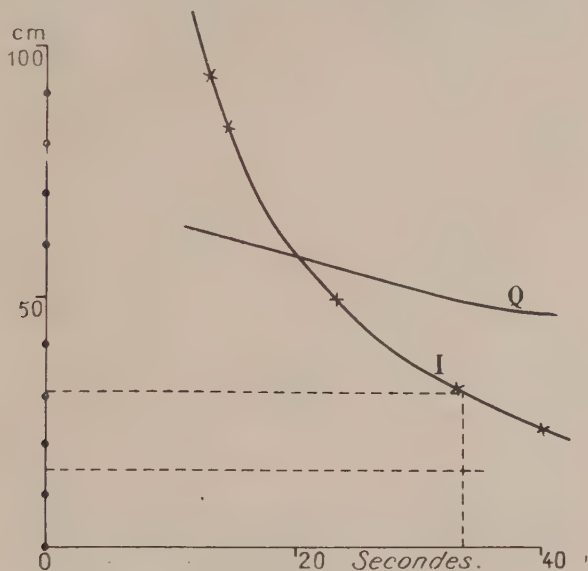


FIG. 8. — Modèle hydraulique. Lois d'excitation d'ouverture. Hauteur d'eau I et quantité Q limitaires en fonction de la durée de passage préalable.

(74) (pp. 62 et 66) que la chronaxie d'ouverture serait en moyenne 9,2 et 3,82 fois celle de fermeture respectivement chez le sciatique gastro-cnémien de la Grenouille et chez le ventricule du cœur de l'Escargot.

Après avoir constaté d'aussi curieuses analogies, nous nous sommes demandés si le schéma étudié ne serait pas susceptible

d'illustrer les phénomènes d'excitation d'ouverture assez particuliers et d'interprétation délicate, à savoir, l'excitation par interruption de courants, dont les lois chronologiques ont été étudiées avec soin par DÉRIAUD et LAUGIER (75-76-77).

STIMULATION PAR INTERRUPTION MOMENTANÉE DU COURANT :
EXCITATION D'OUVERTURE

Supposons que le courant d'eau circule depuis un temps suffisant de telle sorte que l'eau atteigne la même hauteur dans les deux tubes. Si nous interrompons le passage du courant, les tubes vont se vider avec d'inégales vitesses pour se

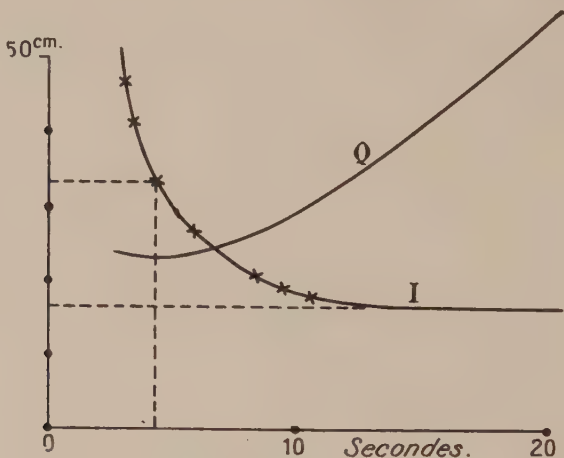


FIG. 9. — Modèle hydraulique. Lois d'excitation d'ouverture après interruption momentanée. Hauteur d'eau liminaire I et quantité Q supprimée pendant l'interruption, en fonction de de la durée de celle-ci.

remplir de nouveau si nous rétablissons le courant. Si l'interruption a suffisamment duré, le tube de droite s'est vidé plus complètement que le tube de gauche ; le fléau s'incline de ce dernier côté, ce qui signifie une excitation d'ouverture. Ce temps est fonction de la hauteur d'eau initiale dans les deux tubes (tableau IV), (fig. 9).

TABLEAU IV

MODÈLE HYDRAULIQUE

Loi d'excitation d'ouverture après interruption du courant
Seuil = 10 grammes

h	T	Quantité supprimée durant l'interruption
46,5	3,0	140
41,5	3,4	141
33,5	4,2	141
26,5	5,8	153
21,5	8,5	183
19,5	9,5	185
18,5	10,5	194
17,5	11	193
16,5	∞	

La chronaxie mesurée sur la courbe correspondante est égale à 4 sec. 8, c'est-à-dire du même ordre de grandeur que la chronaxie de fermeture déterminée par passage de courant. En effet, cette dernière « chronaxie » dépend de la vitesse de remplissage des tubes, tandis que la « chronaxie » étudiée ici est fonction de la vitesse de vidage ; or ces deux vitesses sont théoriquement égales. Ceci se rapproche assez étroitement de ce qu'ont observé DÉRIAUD et LAUGIER. Par exemple, considérons les expériences de DÉRIAUD (74) (pp. 62 et 66).

	Chronaxie de fermeture (passage de courant)	Chronaxie d'ouverture (interruption de courant)
Sciatique gastro- cnémien de Gre- nouille. . . .	0,24 σ (moyenne)	0,42 σ (moyenne)
Ventricule du cœur d'Escargot . . .	116 σ (moyenne)	202 σ (moyenne)

Ces deux chronaxies sont donc, pour un tissu donné de même ordre de grandeur. C'est ce que DÉRIAUD (74) a mis en lumière. Pour expliquer les valeurs plus élevées de la chronaxie d'ouverture (par interruption momentanée), elle émet l'hypothèse que la polarisation anodique se dissiperait plus lentement lors de l'ouverture que la polarisation cathodique ne s'établirait lors de la fermeture.

EXCITATION DE FERMETURE APRÈS INTERRUPTION

Nous avons vu que pour une interruption de courant le tube de gauche se vidait moins vite que celui de droite et qu'ainsi le fléau s'inclinait à gauche. Si maintenant nous rétablissons le courant, l'eau montera plus vite dans le tube de droite, la hauteur d'eau deviendra la même dans les deux tubes, puis l'eau continuant à monter dans le tube de droite, le fléau s'inclinera de ce côté et nous pourrons obtenir l'image d'une excitation de fermeture. La durée de l'interruption est fonction de la hauteur d'eau initiale (tableau V). La courbe est d'ailleurs comparable aux précédentes (fig. 10). Elle montre que la « chronaxie » de fermeture déterminée par interruption temporaire de courant est de 64 secondes ; elle est du même ordre de grandeur que la chronaxie d'ouverture habituelle (ouverture définitive après passage de courant) mesurée précédemment (30 secondes).

TABLEAU V

MODÈLE HYDRAULIQUE

Loi d'excitation de fermeture après interruption du courant
Seuil = 10 grammes

h	T	Quantité supprimée durant l'interruption
72	45	32,4
47,5	60	28,5
35,5	75	26,5
26,5	90	23,8
21,5	∞	

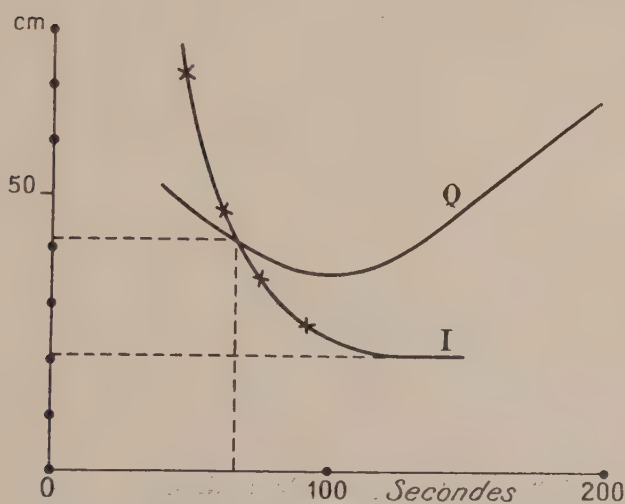


FIG. 10. — Modèle hydraulique. Lois d'excitation de fermeture après interruption momentanée. Hauteur d'eau liminaire I et quantité Q supprimée pendant l'interruption, en fonction de la durée de celle-ci.

Toutefois, il est possible d'affirmer que ces deux « chronaxies » ont même valeur et que l'inégalité ci-dessus n'est que la conséquence des diverses imperfections de l'appareil hydraulique que nous avons signalées. En effet, considérons la figure 11 qui montre schématiquement les variations de l'« état d'excitation » consécutives au fonctionnement de l'interrup-

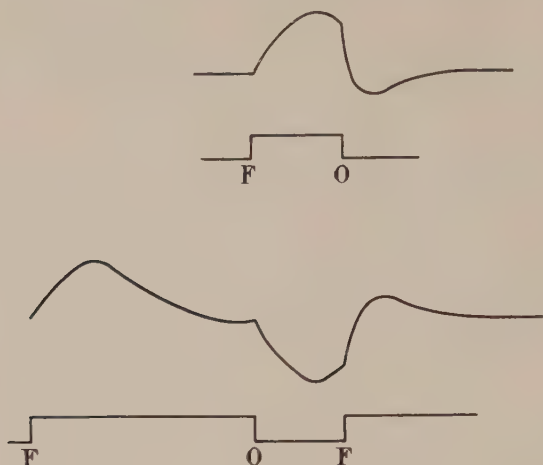


FIG. 11. — Caractère symétrique des « états d'excitation » provoqués par un passage de courant constant et par une interruption du même courant durant le même temps.

teur. Le haut de la figure indique le décours de l'« état d'excitation » durant un passage de courant. Après la rupture de celui-ci, l'« état d'excitation » diminue rapidement puis change de signe (image de l'excitation anodique). Dans la partie inférieure de la figure 11, on voit qu'après qu'un courant a circulé un certain temps et que le phénomène est revenu à son niveau primitif, une rupture temporaire provoque une variation identique, au signe près, à celle produite par un passage de courant de même durée. Les deux chronaxies envisagées ici sont donc bien égales, à cela près que l'une se rapporte à une durée de passage de courant tandis que l'autre a trait à une durée d'interruption.

Cette dernière démonstration paraît superflue si on considère que la charge et la décharge des condensateurs du circuit électrique se déroulent selon d'identiques lois du temps.

Reportons-nous aux résultats de DÉRIAUD (74) (pp. 44, 46, 48, 51). Cet auteur a mesuré le rapport de la chronaxie de fermeture consécutive à une interruption, à la chronaxie de fermeture classique (passage de courants). Elle trouve pour ce rapport, sur divers objets, les valeurs suivantes :

Sciaticque gastro-cnémien de Grenouille : 6,76 et 8,27
(moyennes se rapportant à 2 séries d'expériences).

Ventricule du cœur de Grenouille ;	4,10 à 16,94
Pied de l'Escargot	5,00 à 7,59

Si on rapproche ces chiffres de ceux obtenus par CARDOT et LAUGIER (48), DÉRIAUD (74) pour le rapport de la chronaxie d'ouverture à celle de fermeture qui, nous l'avons vu, s'échelonnent de 3,8 à 10 sur divers tissus ; il paraît légitime d'admettre, en première approximation, l'égalité de ces deux rapports et par conséquent de conclure à l'égalité entre la chronaxie d'ouverture classique et celle de fermeture mesurée par une interruption, ce que le schéma traduit ⁽¹⁾.

ETUDE DU TEMPS DE PASSAGE DU COURANT PRÉCÉDANT L'INTERRUPTION

Son influence sur la chronaxie d'ouverture mesurée par une interruption temporaire

DÉRIAUD (74) (p. 87) a montré que le temps de passage préalable à l'interruption pouvait être réduit jusqu'à une cer-

(¹) Celui-ci, dans sa forme présente ne traduit pas le fait suivant observé par Lapique et Laugier sur les tissus lents (201) : Si on pratique une interruption, une lacune, au milieu d'une onde rectangulaire juste liminaire pour la fermeture, on accroît l'efficacité, ce qui rend possible une légère diminution de l'intensité. Or, le schéma, dans de telles conditions indiquerait le contraire. Nous exposerons cette question en détail lorsque nous étudierons l'addition latente.

taine valeur (qu'elle a supposé être le temps utile d'ouverture) sans affecter cette chronaxie particulière. Au contraire, les valeurs attribuées à cette dernière croissent si on poursuit la réduction du temps de passage préalable. Un calcul simple va nous indiquer que le schéma rend compte d'un tel phénomène.

Imaginons que l'on établisse le courant I au temps 0 , les potentiels atteints par les charges des condensateurs seront au temps t'

$$V_1 = RI \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right)$$

$$V_2 = RI \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_2}} \right).$$

« L'état d'excitation » V sera $V_1 - V_2$ soit :

$$V = RI \left(e^{-\frac{t'}{\tau_2}} - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right).$$

Si à cet instant on rompt le courant I , les différences de potentiel aux bornes des condensateurs vont tendre vers zéro avec des vitesses inégales.

Exprimées en fonction du temps t écoulé depuis la rupture ces différences de potentiel ont pour formule :

$$V_1 = RI \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_1}} \quad (10)$$

$$V_2 = RI \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_2}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_2}} \quad (11)$$

d'où l'« état d'excitation » :

$$V = RI \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_1}} - \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_2}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_2}} \right]. \quad (12)$$

Ce dernier, nous l'avons vu, sitôt après la rupture, commence à décroître, puis s'annule, change de signe, passe par

un maximum et enfin revient au niveau préalable à la fermeture (voir fig. 5). L'instant t_m de ce maximum peut se calculer à partir de la dérivée de l'équation ci-dessus égale à zéro

$$t_m = \left[\frac{K}{K-1} \log \operatorname{nep} K \frac{1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}}}{1 - e^{-\frac{t'}{K\tau_1}}} \right] \tau_1 \quad (13)$$

K étant le rapport entre les constantes de temps. Si celui-ci est choisi égal à 6,

$$t_m = \left[\frac{6}{5} \log \operatorname{nep} 6 \frac{1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}}}{1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}}} \right] \tau_1 \quad (14)$$

En portant ensuite cette valeur du temps dans l'expression (12) nous pourrions calculer l'amplitude maxima (négative) atteinte par l'« état d'excitation » consécutivement à une rupture et cela pour n'importe quelle durée t' de passage préalable. Comme précédemment nous rechercherons quel est le temps au bout duquel l'« état d'excitation » a atteint la moitié de son amplitude maxima (négative). Nous dirons que ce temps est la « chronaxie » d'ouverture (mesurée par la durée de l'interruption). Bornons-nous à rechercher la valeur de celle-ci pour une durée de passage t' infinie et pour une durée t' très courte.

1° Si t' est infini, l'expression de l'« état d'excitation » se ramène à :

$$V = -RI \left(e^{-\frac{t}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) \quad (15)$$

(¹) Cette expression est réelle, quelque brève que soit la durée de passage préalable à l'ouverture. Ceci exprime qu'il est toujours possible d'obtenir une excitation d'ouverture au moyen d'un stimulus bref pourvu que l'intensité soit suffisante. C'est d'ailleurs ce que Cardot et Laugier (48) ont observé.

C'est, au signe près, la relation obtenue lors de l'excitation classique par fermeture, t_m devient alors

$$t_m = \left(\frac{6}{5} \log \text{nep } 6 \right) \tau_1 = 2,15 \tau_1, \quad (16)$$

c'est-à-dire égal au temps utile de fermeture.

Il est donc évident que dans ce cas la « chronaxie » d'ouverture (interruption) est égale à celle de fermeture simple.

2° Si t' tend vers zéro, l'« état d'excitation » V voit son amplitude tendre elle aussi vers zéro. Cependant on peut calculer la loi du temps selon laquelle se déroule le phénomène.

En effet, puisque t' est petit, $1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}}$ peut s'écrire $\frac{t'}{\tau_1}$ et $1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}}$ peut s'écrire $\frac{t'}{6\tau_1}$.

On a donc :

$$V = RI \frac{t'}{\tau_1} \left(e^{-\frac{t'}{\tau_1}} - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) \quad (17)$$

et

$$t_m = \left(\frac{6}{5} \log \text{nep } 36 \right) \tau_1 = 4,30 \tau_1 \quad (18)$$

Ce temps t_m a doublé. Dans la formule (12), donnons à t cette valeur, nous aurons l'amplitude maxima de V .

$$V_{\max} = 0,0695 RI \frac{t'}{\tau_1} \quad (19)$$

Il reste à calculer pour quelle valeur du temps d'interruption t l'expression entre crochets qui figure dans l'équation (17) atteint la moitié de 0,0695 soit : 0,03475. Ce calcul s'effectue aisément, soit graphiquement, soit par approximations successives et conduit à adopter pour la « chronaxie » d'ouverture (interruption) la valeur $2,62 \tau_1$. Celle de fermeture classique était égale, rappelons-le, à $0,45 \tau_1$ soit 5,82 fois plus petite. Donc on peut conclure qu'au fur et à mesure que se réduit le temps de passage préalable, la « chronaxie » d'ouver-

ture mesurée par une interruption croît jusqu'à une limite. Pour que l'augmentation se fasse sentir, il faut que la rupture de courant s'effectue alors que l'« état d'excitation » n'est pas complètement revenu au niveau initial. C'est la même condition que celle qui règle le temps au bout duquel l'intensité rhéobasique pour l'excitation d'ouverture (consécutive à un passage de courant) est atteinte. Tout ceci se retrouve dans les résultats de DÉRIAUD (74).

DIFFÉRENCE D'ALLURE ENTRE LES LOIS D'EXCITATION DE FERMETURE ET D'OUVERTURE

L'examen des lois d'excitation d'ouverture obtenues à la suite de passages de courant et recueillies par CARDOT et LAUGIER, (48) révèle que celles-ci, tout en ressemblant (à une constante de temps près) à des lois de fermeture, en diffèrent néanmoins de façon systématique : la zone des temps longs se trouve prolongée. Autrement dit, la courbe atteint la rhéobase d'une façon encore plus graduelle. LAPICQUE a rappelé ce fait récemment (182).

On remarque également dans la thèse de DÉRIAUD (74) (pp. 36-37) que la loi d'excitation de fermeture en fonction d'une interruption préalable se rapproche très lentement de la valeur rhéobasique. Par ailleurs (pp. 55-56) les lois d'excitation d'ouverture par interruption présentent ce phénomène de façon très peu sensible. Ceci, soit dit en passant, vient à l'appui de l'hypothèse que nous avons précédemment formulée, à savoir que les excitations de fermeture, au sens classique, et d'ouverture, par interruption, ne mettraient en jeu qu'un même phénomène étant donnée l'identité d'allure et de durée des courbes respectives. Un tel parallélisme existant aussi entre les lois d'excitation d'ouverture simple et de fermeture après interruption donne lieu à une conclusion semblable en ce qui concerne ces derniers modes d'excitation.

Il restait donc à voir si les courbes déduites de notre

schéma montreraient une différence d'allure analogue à celle offerte par les deux précédents groupes de lois expérimentales.

Nous avons d'abord examiné les courbes correspondantes déterminées sur le modèle hydraulique. Aucun écart entre les deux formes ne nous est apparu, car toutes les courbes dessinées à la même échelle de « chronaxie » et de « rhéobase » se superposent aux erreurs de mesures près. Toutefois, étant données les causes d'erreur inhérentes au modèle hydraulique (calibrage irrégulier des tubes, variations des résistances avec le débit) nous avons voulu traiter la question par le calcul.

Nous avons établi plus haut l'expression de l'état d'excitation consécutif à une rupture de courant (formule 12).

$$V = RI \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_1}} - \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{6\tau_1}} \right]$$

t' = durée de passage du courant.

t = temps écoulé depuis la rupture.

Il découle de nos précédents raisonnements que si l'excitation d'ouverture a lieu, elle se produit lors du maximum (négatif) de l'« état d'excitation ». Celui-ci se produit à un instant t_m après la rupture, tel que

$$t_m = \frac{6}{5} \log \text{nep} 6 \frac{1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}}}{1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}}}$$

Il faut donc calculer ce temps pour différentes valeurs de t' , puis introduire cette valeur du temps dans l'équation (12). Ensuite, nous obtiendrons aisément l'expression reliant l'intensité liminaire à la durée t' de passage préalable, en calculant

lant l'inverse de l'« état d'excitation » (12). Rapprochons cette relation de la loi de fermeture, laquelle a pour formule :

$$I = \frac{L}{R \left(e^{-\frac{t}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right)}.$$

Afin de comparer ces deux lois, nous allons les tracer avec les mêmes chronaxies et rhéobases ⁽¹⁾ (fig. 12).

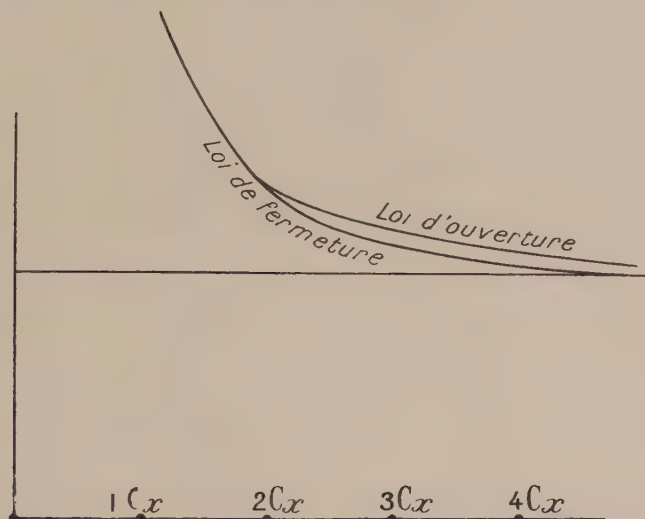


FIG. 12. — Comparaison des lois d'excitation (intensité liminaire en fonction de la durée de passage) de fermeture et d'ouverture, déduites du schéma de l'excitation. Les échelles de ces deux courbes sont ajustées de telle sorte que ces courbes aient même rhéobase et même chronaxie.

La différence est nette : tandis que les deux courbes sont superposables dans la région des durées inférieures à la « chronaxie », la loi d'ouverture tend vers la rhéobase plus lente-

⁽¹⁾ Ce qui se fait rapidement au moyen d'un procédé géométrique simple proposé récemment par Lapicque (186). La chronaxie d'ouverture est égale à $4,95 \tau_1$, celle de fermeture seulement à $0,45 \tau_1$. La chronaxie d'ouverture est donc onze fois plus grande que la chronaxie de fermeture.

ment que ne le fait la loi de fermeture. Plus exactement cette dernière rencontre tangentiellement la rhéobase, alors que la courbe d'ouverture s'en rapproche asymptotiquement. D'ailleurs cette particularité de la loi d'ouverture est évidente. En

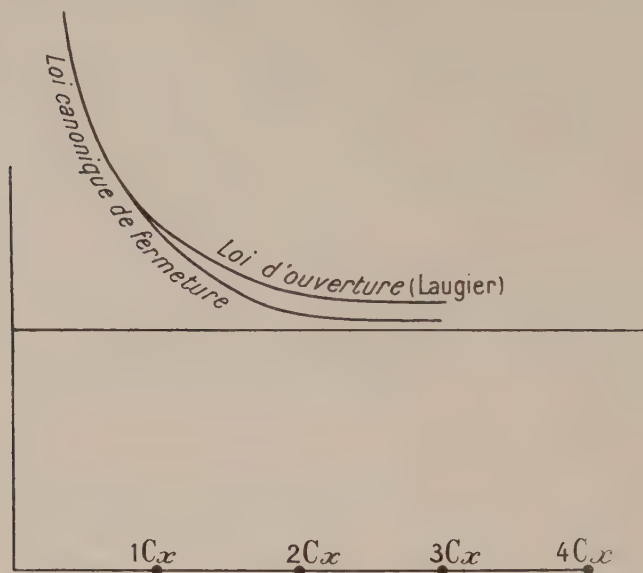


FIG. 13. — Comparaison des lois d'excitation de fermeture et d'ouverture expérimentales : loi canonique de fermeture (LAPICQUE, 179) et loi d'ouverture (expérience de LAUGIER, 213) dessinées toutes deux de façon à présenter mêmes rhéobase et chronaxie.

effet, quand la durée de passage préalable croît, la partie négative de l'« état d'excitation » augmente d'amplitude. Elle atteint sa pleine valeur si l'instant de la rupture s'est produit au bout d'un temps suffisamment long pour que l'« état d'excitation » soit alors pratiquement revenu au niveau initial. Or, ce retour s'effectuant de manière asymptotique, une telle allure se retrouve sur la loi d'ouverture.

Nous avons cherché à voir si l'écart que présentent entre elles les lois de fermeture et d'ouverture déduites du schéma

était du même ordre de grandeur que celui existant entre les lois expérimentales correspondantes. A titre d'exemple, nous avons tracé (fig. 13) une courbe correspondant à une expérience de LAUGIER (213) (p. 138) sur l'excitation d'ouverture (sciatique gastro-cnémien de Grenouille). Il s'agissait de comparer l'allure de cette courbe à celle de la loi de fermeture. Or, celle-ci est bien connue ; elle est de même forme pour tous les objets excitables (LAPICQUE). Cet auteur en a donné une formule empirique qui suit fort bien les résultats expérimentaux au-dessus du quart de sigma, et qui définit la loi « canonique » de l'excitation de fermeture. En utilisant la même construction géométrique que ci-dessus, nous avons construit ces deux courbes de façon que les rhéobases et les chronaxies occupent la même longueur sur les axes de coordonnées (fig. 13). L'écart entre les deux courbes est de même sens et du même ordre de grandeur que celui existant entre les courbes calculées à partir du schéma.

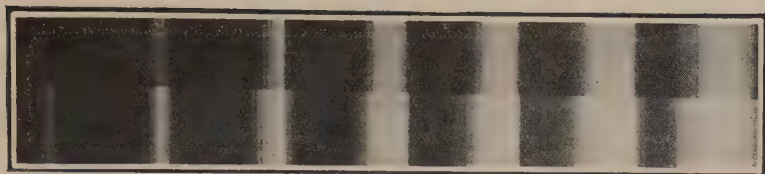
Ce dernier ne rend pas compte du « décalage » des seuils d'ouverture. Ce phénomène, soigneusement étudié par LAUGIER et CARDOT (51-213) est le suivant : après tout passage de courants, même brefs, ayant provoqué ou non une excitation d'ouverture, le seuil pour une nouvelle excitation d'ouverture est considérablement abaissé. Il faut, avant de retrouver le seuil d'ouverture à son niveau initial laisser s'écouler, entre les excitations, un certain temps ⁽¹⁾. Nous ne trouvons rien

⁽¹⁾ Si on admettait que le seuil d'ouverture continue à baisser durant quelque temps après la rupture, cela permettrait d'expliquer le fait suivant, à notre avis paradoxal : Lors de l'excitation d'ouverture provoquée par une interruption, Dériaud (74) a observé que le seuil baissait légèrement, mais pourtant de façon nette, quand la durée d'interruption augmentait considérablement. Le temps utile d'ouverture (interruption) se trouverait ainsi être égal à 100 ou 200 fois la chronaxie correspondante. Or, nous avons exposé les raisons qui portent à croire que le phénomène consécutif à l'excitation d'ouverture par interruption est de durée et de forme voisines du phénomène qui suit l'excitation de fermeture. Ce temps utile devrait être égal au maximum à environ 10 chronaxies. En effet, au delà de cette durée l'« état d'excitation » com-

d'analogie sur le schéma tel qu'il est. Néanmoins il est remarquable que celui-ci renferme implicitement, sans qu'il ait été besoin de faire appel à des hypothèses supplémentaires, la plupart des caractères polaires et chronologiques des divers modes de stimulation par le courant constant. Nous verrons que l'analogie ne s'arrête pas là, mais peut être poursuivie plus loin. Disons, dès maintenant, que c'est grâce au fait que notre schéma illustre à la fois les modalités de l'excitation de fermeture et d'ouverture, qu'il est capable de rendre compte d'un très grand nombre d'autres phénomènes.



mence à décroître. Mais si on suppose que le seuil élevé au moment de la rupture, baisse durant quelque temps après que celle-ci s'est produite, il se peut que la valeur liminaire soit atteinte alors que l'« état d'excitation » a déjà dépassé l'instant où son amplitude est maxima et se trouve dans la phase décroissante. Ceci donnerait un temps utile apparemment allongé.



CHAPITRE III

Stimulation par courants variables

STIMULATION PAR COURANT CHEVAUCHANT



OUT récemment, SCHWEITZER et AUGER (62) ont étudié l'effet de la superposition des excitations de fermeture et d'ouverture sous la même électrode. Ils stimulent un sciatique gastro-cnémien de Grenouille : soit I_f l'intensité de ce courant lors d'une excitation de fermeture prenant naissance à la cathode. Avec un

courant de signe inverse — I_o , ils observent à la même électrode, lors de la rupture de ce courant, une excitation d'ouverture. Soit maintenant un courant d'intensité — i_o inférieure en valeur absolue au seuil d'ouverture, ils peuvent néanmoins obtenir une excitation s'ils changent brusquement le sens de ce courant en le portant à une valeur positive i_f , inférieure au seuil de fermeture. Il y a donc bien dans ce cas *addition* des effets stimulants de la fermeture et de l'ouverture sous la même électrode. Ce qui compte pour l'excitation c'est la variation totale ($i_o + i_f$). Ce fait est particulièrement mis en évidence par le schéma.

Supposons qu'un courant — i_o soit établi depuis un temps tel que l'« état d'excitation » V_1 - V_2 soit nul, car les deux

condensateurs sont alors chargés au même potentiel : — Ri_o . Si, à un instant donné, le courant stimulant est brusquement inversé et porté à la valeur i_f , la différence de potentiel aux bornes du condensateur C_1 , par exemple, est l'intégrale de l'équation.

$$\tau_1 \frac{dV_1}{dt} + V_1 = Ri_f$$

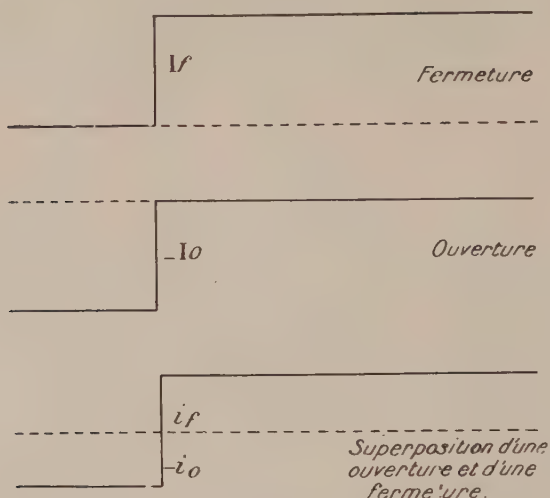


FIG. 13 bis. — Fermeture, ouverture et ouverture-fermeture superposées produisant des états d'excitations identiques.

avec comme condition initiale $V_1 = - Ri_o$, soit :

$$V_1 = Ri_f - R(i_o + i_f) e^{-\frac{t}{\tau_1}}.$$

La différence de potentiel V_2 aux bornes de C_2 étant donnée par une équation analogue, l'« état d'excitation » $V = V_1 - V_2$ s'exprime par

$$V = R(i_o + i_f) \left(e^{-\frac{t}{\tau_2}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right).$$

L'« état d'excitation » est donc proportionnel à la varia-

tion totale ($i_o + i_f$), il y a donc bien addition des actions de fermeture et d'ouverture. La figure 13bis montre trois modes de stimulation conduisant à la même valeur de l'« état d'excitation » : fermeture, ouverture et ouverture-fermeture superposées.

STIMULATION PAR ONDES EN ÉCHELONS

STROHL (281) a montré qu'une onde en échelon (fig. 14)

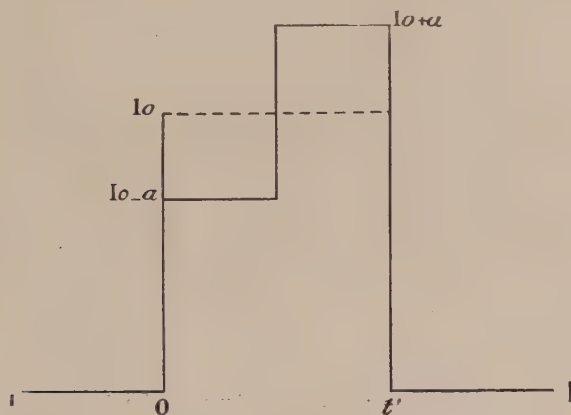


FIG. 14. — Onde en échelons et onde rectangulaire (pointillée) de même intensité moyenne I_o .

était plus efficace qu'une onde rectangulaire de même intensité moyenne et de même durée totale. LAUGIER (214) a vérifié que le modèle hydraulique de la diffusion ionique [LAPICQUE (179)] dans un nerf rendait compte de ce phénomène. Celui-ci est de même mis en évidence par le présent schéma de l'excitation.

Soit une onde rectangulaire d'intensité I_o et de durée t' égale ou inférieure au temps utile. L'« état d'excitation » V atteint son amplitude maxima V_m au bout de ce temps t' :

$$V_m = RI_o \left[e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right].$$

Considérons maintenant une onde comprenant un premier échelon de durée $\frac{t'}{2}$, d'intensité $I_0 - a$ et un deuxième de même durée $\frac{t'}{2}$ mais d'intensité $I_0 + a$.

A la fin du premier échelon, la différence de potentiel aux bornes d'un condensateur, C_1 par exemple, est :

$$V_1 = R (I_0 - a) \left(1 - e^{-\frac{t'}{2\tau_1}} \right).$$

Il est facile d'établir qu'à la fin du deuxième, celle-ci devient

$$V_1 = R \left[I_0 + a - 2a e^{-\frac{t'}{2\tau_1}} - (I_0 - a) e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right].$$

D'où pour l'« état d'excitation » à cet instant :

$$\begin{aligned} V &= R (I_0 - a) \left(e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) + 2a R \left(e^{-\frac{t'}{12\tau_1}} - e^{-\frac{t'}{2\tau_1}} \right) \\ V &= RI_0 \left(e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) - Ra \left(e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) \\ &\quad + 2Ra \left(e^{-\frac{t'}{12\tau_1}} - e^{-\frac{t'}{2\tau_1}} \right) \end{aligned}$$

Le premier terme de cette expression est l'état d'excitation correspondant à l'onde d'intensité moyenne I_0 et de durée t' . Comme on peut démontrer que l'ensemble des second et troisième termes est toujours positif, il en résulte que l'« état d'excitation » produit par l'onde à échelons est supérieur à celui produit par l'onde moyenne de même durée et cela quelle que soit la hauteur de l'échelon. En conséquence, il est possible de produire l'excitation avec une onde à échelon d'une intensité moyenne inférieure à l'intensité de l'onde rectangulaire de même durée totale. Nous avons calculé de combien peut être réduite l'intensité moyenne de l'onde à échelons, par

rapport à l'intensité de l'onde rectangulaire en fonction de la durée totale t' (exprimée en chronaxie) et cela pour deux échelons égaux tels que $a = \frac{I_0}{3}$.

<i>Durées totales</i> <i>(en chronaxies)</i>	<i>Pourcentage de réduction</i>
0,44	1,7
0,89	3,5
1,78	7,5
2,22	9,1
2,66	9,8
3,55	14,4
4,44	17,5

Ceci est conforme aux résultats de STROHL.

En résumé, l'efficacité relative de l'onde en échelons s'accroît quand la durée totale s'élève.

STIMULATION PAR COURANT ALTERNATIF

L'équation exprimant la différence de potentiel aux bornes de C_1 , par exemple, est dans ce cas :

$$\tau_1 \frac{dV_1}{dt} + V_1 = RI_m \sin \omega t$$

$$\omega = 2 \pi f$$

$$f = \text{fréquence}$$

Tous calculs faits, on obtient l'expression de l'« état d'excitation » sous la forme :

$$V = RI_m \left[\left(\frac{1}{1 + \omega^2 \tau_1^2} - \frac{1}{1 + \omega^2 \tau_2^2} \right) \sin \omega t + \left(\frac{\tau_2}{1 + \omega^2 \tau_2^2} - \frac{\tau_1}{1 + \omega^2 \tau_1^2} \right) \omega \cos \omega t + \frac{\omega \tau_1}{1 + \omega^2 \tau_1^2} e^{-\frac{t}{\tau_1}} - \frac{\omega \tau_2}{1 + \omega^2 \tau_2^2} e^{-\frac{t}{\tau_2}} \right].$$

Si on suppose la période du courant stimulant brève par rapport aux constantes de temps du circuit (c'est-à-dire si la pulsation ω est élevée) l'équation ci-dessus se simplifie beaucoup et devient :

$$V = \frac{RI_m}{\omega\tau_2\tau_1} \left[\tau_2 e^{-\frac{t}{\tau_1}} - \tau_1 e^{-\frac{t}{\tau_2}} - (\tau_2 - \tau_1) \cos \omega t \right].$$

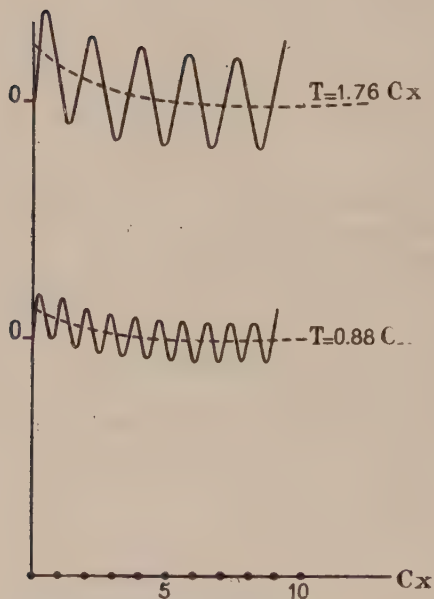


FIG. 15. — Stimulation par courant alternatif. Etat d'excitation en fonction de la durée de passage du courant. Influence de la période du courant : l'état d'excitation est proportionnel à celle-ci.

L'état d'excitation se présente comme la somme de deux termes d'égale amplitude maxima, d'un oscillatoire permanent, l'autre transitoire (en pointillé fig. 15). Autrement dit, l'« état d'excitation » passe par un maximum peu après l'établissement du courant alternatif. Ce résultat explique tout à fait le phénomène que nous avons récemment observé au cours d'un travail non encore publié sur la réactance électrique des nerfs en courant alternatif : un courant alternatif d'intensité suffisamment faible n'excite un sciatique de grenouille qu'à son établissement, même si la fréquence est inférieure à 100. Ce fait est également

prévu par la théorie de H. A. BLAIR (23). En outre, terme permanent et terme transitoire sont inversement proportionnels à la pulsation ω . On est donc amené à accroître linéairement l'intensité du courant stimulant quand la fréquence

s'élève. Ceci est conforme aux résultats de ASHER (2) et de H. A. BLAIR (23) et s'oppose aux conclusions théoriques de NERNST et BARRATT (254) lesquelles conduisaient à une relation parabolique.

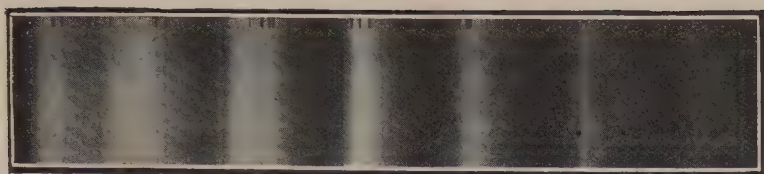
RELATION ENTRE LA CHRONAXIE ET LA PÉRIODE D'UN COURANT
ALTERNATIF D'INTENSITÉ EFFICACE ÉGALE À LA RHÉOBASE

COPPÉE (65) a tout récemment étudié la stimulation par un courant alternatif d'intensité « efficace » (au sens électrotechnique) égale à la rhéobase. Il a cherché quelle est la période que doit avoir un tel courant pour être juste liminaire. Il a montré qu'il existe une relation étroite entre cette période et la chronaxie. En effet, d'expériences exécutées sur des tissus de chronaxies très diverses, il résulte que cette période est sensiblement égale au triple de la chronaxie.

Notre schéma de l'excitation révèle de même une proportionnalité directe entre cette période et la chronaxie. Mais le calcul exact du coefficient de cette proportionnalité se heurte à une impossibilité pratique en raison des diverses fonctions transcendantes contenues dans les équations. L'emploi du modèle électrique du schéma de l'excitation permettrait de lever aisément la difficulté. Toutefois, un calcul très approché, que nous avons exécuté, laisse prévoir que ce coefficient est du même ordre de grandeur que celui déterminé expérimentalement par COPPÉE.







CHAPITRE IV

Stimulation par courants progressifs



A réalisation d'une image convenable d'un tel mode de stimulation constitue, selon l'expression classique, la pierre d'achoppement des schémas de l'excitation. Or celui dont nous nous occupons donne cette image, ainsi que nous allons le voir.

STIMULATION PAR COURANT PROGRESSIF LINÉAIRE INDÉFINI

Considérons un courant qui croît indéfiniment selon la formule :

$$I = \alpha t$$

α étant la pente du courant.

Après intégration, nous obtenons les expressions des différences de potentiel V_1 et V_2 aux bornes des condensateurs.

$$V_1 = R\alpha \left[t - \tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) \right] \quad (21)$$

$$V_2 = R\alpha \left[t - 6\tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t}{6\tau_1}} \right) \right] \quad (22)$$

Chacune de ces différences de potentiel est la différence des deux termes, l'un, qui tend vers une valeur fixe, l'autre qui croît parallèlement au courant stimulant. L'« état d'excitation » V , égal à $V_1 - V_2$ s'exprime ici par :

$$V = R\alpha \tau_1 \left[6 \left(1 - e^{-\frac{t}{6\tau_1}} \right) - \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) \right] \quad (23)$$

Il est la différence des deux termes d'établissement graduel indiqués ci-dessus. Il ne croît donc pas indéfiniment. A l'origine, il est tangent à l'axe des abscisses, puis il croît, passe par un point d'inflexion au bout d'un temps égal au temps utile de fermeture, et enfin il tend asymptotiquement vers la valeur $R\alpha (\tau_2 - \tau_1)$, ou dans notre cas particulier $5 R\alpha \tau_1$. Cette valeur dépend uniquement de la pente, c'est-à-dire de la rapidité d'établissement du courant. Si cette valeur est inférieure au seuil L , l'excitation ne peut se produire quelle que soit l'intensité atteinte. Pour être efficace le courant doit avoir une pente

$$\alpha \geq \frac{L}{5 R \tau_1}.$$

Donc $\frac{L}{5 R \tau_1}$ représente bien une « pente limite ».

Si on remplace dans cette expression τ_1 par sa valeur en fonction de la chronaxie C_x on obtient

$$\text{pente limite} = \frac{L}{11 R C_x} \quad (24)$$

ce qui peut s'écrire :

$$\text{pente limite} = \frac{A}{C_x} \quad A \text{ étant une constante.}$$

En conséquence, la pente limite est inversement proportionnelle à la chronaxie. Elle est d'autant plus élevée que la chronaxie est plus petite ; résultat important, conforme au fait expérimental classique, à savoir l'inefficacité des courants lentement croissants sur les tissus rapides.

Il convient toutefois de rechercher si l'analogie du schéma avec les phénomènes réels existe encore lors de la stimulation

par courants progressifs dans des conditions mieux définies. En effet, les courants linéaires utilisés lors des expériences physiologiques n'ont jamais été indéfiniment prolongés ; ils comprenaient une phase ascendante de durée connue, puis atteignaient un plateau lequel était de durée pratiquement indéfinie. Telle était la forme des courants donnés par les appareils ortho-rhéonomes de LAPICQUE et KEITH LUCAS.

STIMULATION PAR COURANT PROGRESSIF LINÉAIRE
SE TERMINANT EN PLATEAU

Soit α la pente du courant et t' la durée de l'ascension. La valeur finale (plateau) est $\alpha t'$. A cet instant t' la différence de potentiel aux bornes des condensateurs est :

$$V_1 = R\alpha \left[t' - \tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) \right] \quad (25)$$

$$V_2 = R\alpha \left[t' - 6\tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) \right] \quad (26)$$

Mais au bout de ce temps t' , l'intensité cessant de croître et atteignant alors une valeur constante égale à $\alpha t'$, chaque condensateur va compléter sa charge de façon à présenter à ses bornes la différence de potentiel $R\alpha t'$. Il est possible de calculer les potentiels V_1 et V_2 lorsqu'il s'est écoulé un temps t depuis l'arrivée du courant stimulant à son plateau

$$V_1 = R\alpha \left[t' - \tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right] \quad (27)$$

$$V_2 = R\alpha \left[t' - 6\tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{6\tau_1}} \right] \quad (28)$$

D'où pour l' « état excitation »

$$V = R\alpha \tau_1 \left[6 e^{-\frac{t}{6\tau_1}} \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) \right] \quad (29)$$

Sa dérivée s'annule après un temps t_m

$$t_m = \left[\frac{6}{5} \log \text{nep} \frac{\left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right)}{\left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right)} \right] \tau_1 \quad (30)$$

Donc « l'état d'excitation » après que le courant stimulant a atteint son plateau, continue à croître, passe par un maximum à un instant t_m puis revient vers zéro. Nous allons calculer l'amplitude maxima de l' « état d'excitation » en fonction des durées d'établissement t' et ce, pour une pente constante. Pour cela nous calculerons t_m pour diverses valeurs de t' , ensuite dans l'expression de V nous donnerons à t les valeurs t_m ainsi déterminées (tableau VI et figure 16).

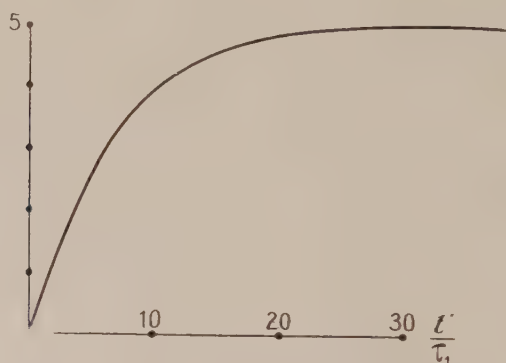


FIG. 16. — Stimulation par courant progressif linéaire suivi d'un plateau indéfini.
« Etat d'excitation » en fonction du temps
d'ascension $\frac{t'}{\tau_1}$. Pente constante.

TABLEAU VI

Stimulation par courant progressif linéaire suivi d'un plateau.

(« Etat d'excitation » V en fonction du temps d'ascension

$\frac{t'}{\tau_1}$. Pente constante).

$\frac{t'}{\tau_1}$	V	$\frac{t'}{\tau_1}$	V
0,3	0,175	5,4	2,672
0,6	0,342	6,0	2,885
1,2	0,689	7,2	3,259
1,8	1,022	9,0	3,694
2,4	1,339	12,0	4,200
3,0	1,665	18,0	4,712
3,6	1,927	24,0	4,894
4,2	2,194	30,0	4,96
4,8	2,450	∞	5,00

Si on admet que dans l'expérience physiologique les seuils sont déterminés à 2 % près, l'examen du tableau montre que, selon le schéma, l'« état d'excitation » a atteint 98 % de sa valeur au bout d'un temps t' d'établissement égal à $25 \tau_1$, soit 55 « chronaxies ».

Rapprochons ce résultat de l'observation de VON KRIES (169), à savoir que, sur le sciatique gastro-cnémien de grenouille, le courant linéaire de pente minima atteint pratiquement sa pleine efficacité au bout de $1/40$ de seconde, c'est-à-dire

en $\frac{1}{40 \times 0,0003} = 83$ chronaxies. Le schéma et l'expérience donnent ici encore des chiffres de même ordre de grandeur.

Calcul de l'intensité finale en fonction du temps d'établissement. — « L'état d'excitation » V que nous venons de calculer est proportionnel à la pente α , laquelle est égale au quotient de l'intensité I_m par le temps d'établissement t' :

$$\alpha = \frac{I_m}{t'}$$

En portant cette valeur de α dans l'expression de V (formule 29) et en calculant l'inverse de celle-ci, nous obtenons la relation cherchée : tableau VII et figure 17.

TABLEAU VII

Stimulation par courant progressif linéaire suivi d'un plateau
« Etat d'excitation » V en fonction du temps d'ascension $\frac{t'}{\tau_1}$
intensité finale constante, — Intensité finale I_m en fonction
de $\frac{t'}{\tau_1}$.

$\frac{t'}{\tau_1}$	V	I_m
0,3	0,580	1,725
0,6	0,571	1,745
1,2	0,570	1,750
1,8	0,568	1,760
2,4	0,558	1,790
3,0	0,552	1,810
3,6	0,535	1,875
4,2	0,522	1,937
4,8	0,510	1,960
5,4	0,495	2,030
6,0	0,481	2,080
7,2	0,453	2,210
9,0	0,411	2,440
12,0	0,350	2,860
18,0	0,258	3,820
24,0	0,204	4,900
30,0	0,165	6,050

Lorsque $t' = 0$ (courant à début brusque) I_m est minima, c'est la rhéobase. Au fur et à mesure que le temps d'établissement croît, I_m s'élève en jalonnant une courbe à faible concavité supérieure qui devient asymptote à une droite passant par l'origine laquelle représente la pente limite. De plus on voit

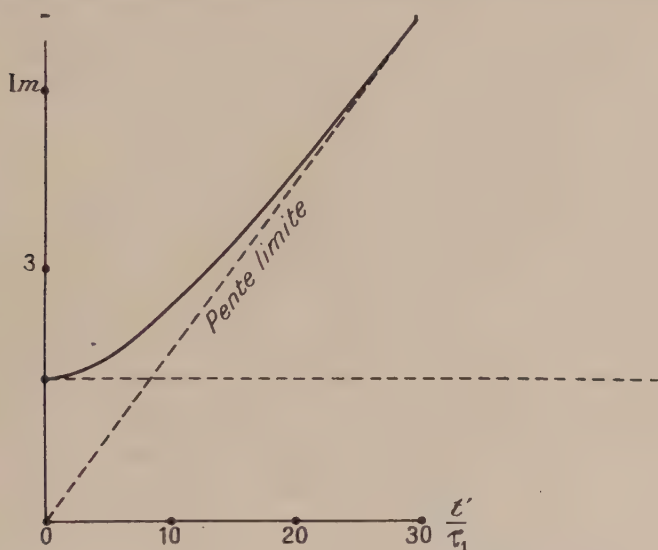


FIG. 17. — Stimulation par courant progressif linéaire suivi d'un plateau indéfini. Intensité finale I_m en fonction du temps d'ascension $\frac{t'}{\tau_1}$.

que cette pente est celle d'un courant qui atteint la rhéobase au bout d'un temps égal à $8,63 \tau_1$ ou 19 chronaxies. Autrement dit, tout courant qui n'atteint pas sensiblement $\frac{5}{100}$ de rhéobase en une « chronaxie » est inefficace.

Or, LAPICQUE (179) a indiqué que sur divers tissus la pente limite correspondait à environ $\frac{2}{100}$ de rhéobase en une chronaxie. Ici encore le schéma constitue une image de la réalité assez satisfaisante. Cette image peut être rendue très démonstrative par le modèle hydraulique.

Pour obtenir un courant d'eau d'intensité croissant linéai-

rement avec le temps, nous avons utilisé le dispositif suivant : Le vase de Mariotte était placé sur un support muni d'une crémaillère sur laquelle s'engrenait un pignon denté. Ce pignon était mû par une vis sans fin commandée par une manivelle.

Les opérations nécessaires à l'obtention d'une mesure

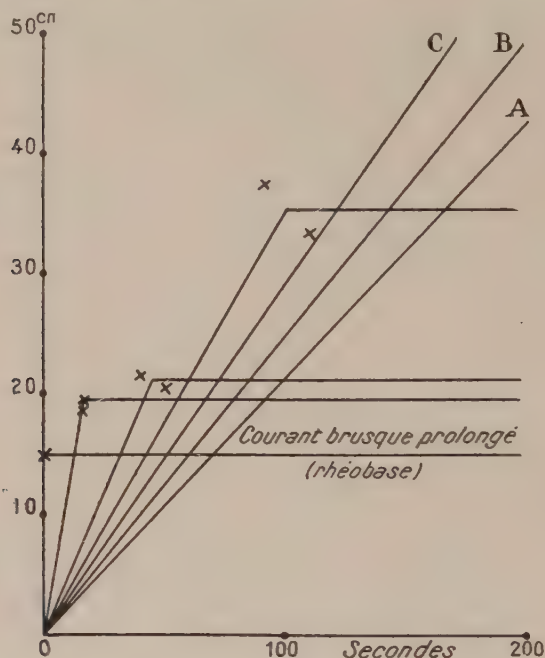


FIG. 18. — Modèle hydraulique. Stimulation par courant progressif linéaire suivi d'un plateau indéfini. Allure des courants d'eau utilisés : seuls les courants A, B, C, n'ont point produit d'excitation, ce qui montre l'existence d'une pente limite.

étaient les suivantes : La pince qui étranglait le tuyau d'amenée était d'abord desserrée, puis le support réglé de façon à ce que la hauteur d'eau soit nulle. Ensuite on tournait la manivelle aussi régulièrement que possible, le vase de Mariotte s'élevait, la hauteur d'eau croissait et le courant d'eau aussi. On notait

le temps écoulé entre le début de la mise en mouvement du vase de Mariotte et le tintement du timbre. On lisait la hauteur d'eau finale et le quotient de cette hauteur d'eau par le temps exprimait la pente du courant qui avait produit l'excitation.

TABLEAU VIII

Stimulation par courants progressifs linéaires

MODÈLE HYDRAULIQUE

Seuil = 10 grammes

Valeur de h correspondant à un courant brusque prolongé (rhéobase), $h = 15$ cm.

Hauteur d'eau h en centimètres atteinte au bout du temps T	T en secondes	Pente du courant (quotient $\frac{h}{T}$)	Résultat obtenu à l'instant T
19,5	16,5	1,18	Excitation
19,0	19,0	1,00	»
21,5	40,0	0,54	»
37,5	91,0	0,41	»
20,5	51,0	0,40	»
33,5	110,0	0,30	»
59,0	205	0,29	pas d'excitat.
52,5	195	0,27	»
63,5	289	0,22	»

La forme de ce courant d'eau n'était qu'approximativement linéaire et cela pour deux raisons :

1° Les résistances placées à la base des tubes variaient, comme nous l'avons vu, avec la hauteur d'eau ;

2° Le vase de Mariotte ne s'élevait pas avec une vitesse très uniforme étant donné que le dispositif élévateur était mû à la main.

Pour ces raisons, les chiffres obtenus ne sont qu'approximatifs. Toutefois, le tableau VIII et la figure 18 qui en est la traduction, montrent nettement que :

1° Le courant d'eau nécessaire croît d'autant plus que la pente décroît ;

2° Les courants produits par une pression d'eau croissant à raison de moins de 0,3 cm. par seconde sont inefficaces.

STIMULATION PAR COURANT À ÉTABLISSEMENT EXPONENTIEL

Ces courants ont été largement utilisés, car leur effet sur les tissus se rapproche de celui provoqué par les courants linéaires suivis d'un plateau. De plus ils sont d'obtention plus facile que ces derniers car ils n'exigent pas d'organes mécaniques mais, soit une self inductance en série dans le circuit [KOENIG (166), GILDEMEISTER (137-138)], soit une capacité en dérivation sur la préparation [LAPICQUE (179), LAUGIER (213), SCHRIEVER (276-277-278)]. Ils sont de la forme :

$$I = I_m \left(1 - e^{-\frac{t}{T}} \right)$$

T constante de temps qui détermine la rapidité de l'ascension.

En ce cas la différence de potentiel aux bornes d'un des condensateurs, C_1 par exemple, est donnée par l'équation :

$$\tau_1 \frac{dV_1}{dt} + V_1 = RI_m \left(1 - e^{-\frac{t}{T}} \right)$$

qui, intégrée conduit à

$$V_1 = \frac{RI_m}{T - \tau_1} \left[T \left(1 - e^{-\frac{t}{T}} \right) - \tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) \right]$$

V_2 nous étant donnée par une équation analogue « l'état d'excitation » V peut s'écrire, après simplification :

$$V = RI_m \left[\frac{\tau_1 e^{-\frac{t}{\tau_1}} - Te^{-\frac{t}{T}}}{T - \tau_1} - \frac{\tau_2 e^{-\frac{t}{\tau_2}} - Te^{-\frac{t}{T}}}{T - \tau_2} \right]$$

Pour étudier complètement cette expression il en faudrait calculer la valeur maxima pour diverses valeurs de la constante de temps T de l'établissement. Nous nous sommes bornés à quelques cas particuliers. Tout d'abord, remarquons que :

1° Si T est négligeable l'expression de V est celle obtenue lors de l'excitation par courant à début brusque ;

2° Si T est très grand « l'état d'excitation » V est identique à celui produit par un courant linéaire de pente $\frac{1}{T}$.

EFFICACITÉ COMPARÉE DES COURANTS À CROISSANCE EXPONENTIELLE ET DES COURANTS D'ÉTABLISSEMENT LINÉAIRE SUIVIS D'UN PLATEAU

LAPICQUE (179) a insisté sur la moindre efficacité des courants à croissance exponentielle par rapport aux courants d'établissement linéaire. En effet, soit deux courants, l'un exponentiel, l'autre linéaire atteignant la même valeur finale. Pour que le courant exponentiel ait le même effet excitant que le courant linéaire, il doit, pendant la majeure partie de sa phase ascendante, passer au dessus du courant linéaire, sa pente à l'origine est beaucoup plus élevée que celle du courant rectiligne. Nous avons cherché si le schéma offrait un phénomène analogue.

Nous avons considéré d'abord un courant exponentiel dont la constante de temps T était égale à $2\tau_1$ (c'est-à-dire à 4,44 « chronaxies »). Dans ce cas « l'état d'excitation » a pour formule :

$$V = RI_m \left[1,5 e^{-\frac{t}{6\tau_1}} + e^{-\frac{t}{\tau_1}} - 2,25 e^{-\frac{t}{2\tau_1}} \right].$$

Si nous construisons cette courbe (voir fig. 19), nous voyons qu'elle atteint sa valeur maxima $0,457 RI_m$ au bout d'un temps t' égal à $4,5 \tau_1$, soit 10 « chronaxies »

Cherchons ensuite quel doit être le temps d'établissement d'un courant progressif linéaire qui atteint la même valeur finale I_m et qui produit un état d'excitation de même amplitude

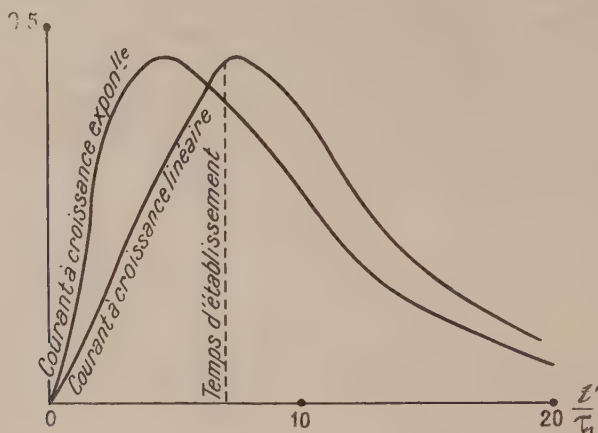


FIG. 19. — « Etats d'excitation », de même amplitude maxima, produits respectivement par un courant à croissance exponentielle (constante de temps $4,44 C_x$) et par un courant progressif linéaire suivi d'un plateau (temps d'ascension $15,6 C_x$). Ces deux courants ont même amplitude finale.

maxima $0,457 RI_m$. Pour cela reportons-nous à la colonne médiane du tableau VII. On peut déterminer ce temps d'établissement, soit $7,05 \tau_1$. Ainsi un courant à croissance exponentielle de constante de temps $2 \tau_1$ (4,44 chronaxies) produit un « état d'excitation » dont l'amplitude maxima est égale à celle de « l'état d'excitation » provoqué par un courant linéaire arrivant à la même valeur finale au bout d'un temps égal à $7,05 \tau_1$, soit 15,6 chronaxies (fig. 19). Construisons la courbe de ces courants sur la même feuille : la figure 20 obtenue se passe de commentaire, c'est bien une illustration correcte du paradoxe

signalé par LAPICQUE. Dans ce cas, le courant exponentiel doit avoir une pente à l'origine au moins égale à 3,52 fois celle du courant linéaire, afin de produire un « état d'excitation » de même amplitude maxima que celui causé par le courant d'établissement linéaire.

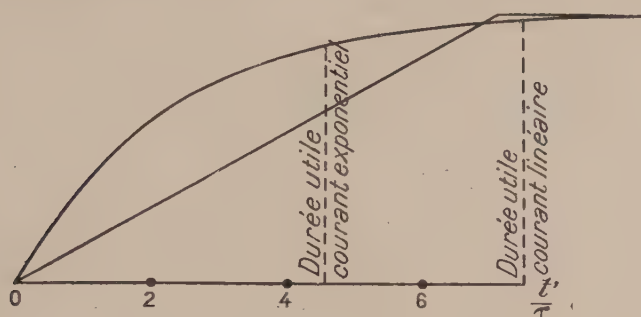


FIG. 20. — Paradoxe de Lapique. Allure comparée des courants à croissance exponentielle et linéaire, de même amplitude finale, produisant les « états d'excitation » de même valeur maxima, représentés fig. 19. La pente à l'origine du courant exponentiel est très supérieure à celle du courant linéaire.

Avec des constantes de temps d'établissement T plus grandes ce paradoxe se retrouve, quoique atténué. En effet, un courant à croissance exponentielle se rapproche de plus en plus d'un courant rectiligne au fur et à mesure que T croît. Ainsi pour $T = 12 \tau_1$ (26,6 chronaxies) la pente à l'origine du courant exponentiel ne doit plus être que le double environ de celle du courant progressif linéaire.

Notre schéma de l'excitation rend donc compte de la moindre efficacité des courants à croissance exponentielle par rapport à un courant à établissement linéaire. Il fournit même une explication de ce paradoxe. En effet, si nous considérons les durées utiles, nous remarquons que le courant exponentiel a une durée utile inférieure à celle du courant linéaire. Il excite donc avec une quantité d'électricité utile moindre comme on aurait pu le prévoir à priori. Ceci peut être précisé grâce à la

figure 19 : l'instant du maximum des « états d'excitation », produits par les deux formes de courants, fixe les durées utiles respectives de ceux-ci.

Ainsi, dans le cas considéré la durée utile du courant à croissance exponentielle de constante de temps $2\tau_1$ (4,44 chronaxies) est $4,5\tau_1$ (10 chronaxies). Celle du courant linéaire est $7,5\tau_1$, soit : 16,6 chronaxies. Ceci posé, la figure 20, qui représente ces courants, montre la portion utile de ceux-ci.

La quantité d'électricité utile fournie par le courant exponentiel est proportionnelle à :

$$\int_0^{4,5} \left(1 - e^{-\frac{t}{2}}\right) dt = 2,714.$$

Celle débité par le courant linéaire est proportionnelle à :

$$\frac{7,05}{2} + 0,5 = 4,025.$$

D'où le courant exponentiel excite, dans l'exemple envisagé, avec une quantité d'électricité utile inférieure de 31 % à la quantité utile fournie par le courant linéaire. Ce dernier point mériterait évidemment une vérification physiologique expérimentale.

DIMINUTION DE L'EXCITATION D'OUVERTURE PAR LA LENTE DÉCROISSANCE DU COURANT

De même que l'efficacité d'un courant est réduite si l'établissement en est graduel, de même il est bien connu que lorsque le courant est lentement annulé aucune excitation n'apparaît. C'est ainsi que LAUGIER (213) a proposé un montage à condensateur qui permet d'assurer à un courant constant, non pas une rupture brusque, mais une décroissance exponentielle. L'excitation d'ouverture est évitée si la constante de temps de cette exponentielle est assez grande vis-à-vis de la chronaxie de l'organe intéressé.

Le schéma rend parfaitement compte de ce fait, c'est le

cas symétrique de l'excitation par courants à croissance exponentielle que nous venons de traiter. On arrive à une équation tout à fait semblable, il est donc inutile d'y revenir.

STIMULATION PAR COURANT PROGRESSIF LINÉAIRE
BRUSQUEMENT INTERROMPU

De tels courants ont été récemment utilisés comme stimuli sous le nom d'ondes *cunéiformes* par FABRE. Nous avons

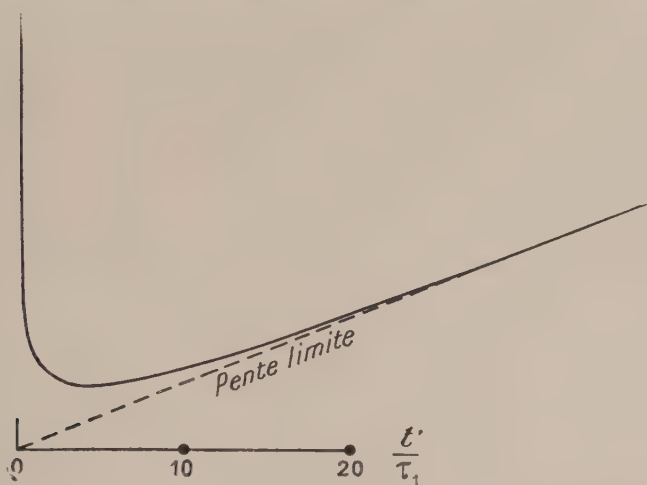


FIG. 21. — Stimulation par ondes cunéiformes. Intensité finale en fonction du temps d'ascension $\frac{t'}{\tau_1}$.

cherché si le schéma pouvait rendre compte de certaines anomalies observées par cet auteur et d'où celui-ci a tiré des conclusions qui semblent prêter à critique.

Nous avons vu que « l'état d'excitation » V produit par un courant linéaire indéfini at était :

$$V = R\alpha \left[6\tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t}{6\tau_1}} \right) - \tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) \right].$$

Si ce courant est interrompu à l'instant t' , V décroît aussitôt. L'amplitude maxima de celui-ci est donc la valeur de l'expression ci-dessus où $t = t'$. Remplaçons α par sa valeur intensité au temps t'

$$\frac{t'}{t'}$$
, nous obtenons

$$V = \frac{I_m \tau_1}{t'} \left[6 \left(1 - e^{-\frac{t}{6\tau_1}} \right) - \left(1 - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) \right].$$

L'inverse de cette expression conduit à la relation entre l'intensité finale et le temps d'établissement t' (fig. 21). La courbe ainsi calculée est semblable à celle obtenue expérimentalement par FABRE (98) elle se compose comme celle-ci de deux branches ascendantes, l'une asymptote à l'axe des ordonnées, l'autre asymptote à une droite passant par l'origine, laquelle représente la pente limite.

Constante linéaire de Fabre. — Sous ce nom FABRE (97) a proposé une nouvelle forme de la caractéristique chronologique d'un tissu. Elle est déterminée par le quotient :

$$\frac{\text{Seuil rhéobasique}}{\text{pente limite}}$$

lequel a, en effet, les dimensions d'un temps.

La relation établie par l'expérience entre cette nouvelle constante CL et la chronaxie C_x serait selon FABRE (99-100) de la forme :

$$C L = K \log. (1 + C_x)$$

K étant un facteur numérique qui varie un peu d'un animal à un autre et beaucoup selon l'état de la préparation. Ainsi au cours du vieillissement du nerf, alors que la chronaxie est peu modifiée, K diminuerait considérablement, c'est-à-dire que la pente limite s'élèverait, ce qui a conduit FABRE à admettre une dualité des processus mis en jeu suivant le mode d'excitation (102).

Il est à remarquer que l'on peut calculer la « constante

linéaire » à partir des données classiques. En effet, LAPICQUE (172), d'après les résultats de VON KRIES, de KEITH LUCAS et les siens propres, ayant conclu que la pente limite était égale à $\frac{2}{100}$ de rhéobase en une chronaxie, on en peut déduire que $CL = 50$ chronaxies.

Cherchons sur le schéma l'expression de CL . La pente limite α_l , nous l'avons vu au début de ce chapitre, est égale à :

$$\alpha_l = \frac{L}{11 RC_x}$$

D'autre part, le seuil rhéobasique I_r (chapitre I) s'exprime par :

$$I_r = \frac{L}{R \left(e^{-\frac{\theta}{6\tau_1}} - e^{-\frac{\theta}{\tau_1}} \right)} \quad \theta = \text{temps utile}$$

soit :

$$I_r = 1,725 \frac{L}{R}$$

Le quotient $\frac{I_r}{\alpha_l}$ de ces deux grandeurs donne : $CL = 19 C_x$.

D'après les résultats classiques comme d'après le schéma CL est donc une fonction linéaire de la chronaxie avec un facteur de proportionnalité bien défini. Etudions les divergences entre cette conclusion et les résultats de FABRE.

1° Ce dernier trouve non pas une loi linéaire mais une loi logarithmique $K[\log(1 + C_x)]$. Or sans chercher ici s'il s'agit d'un désaccord fondamental remarquons que la formule $\log(1 + C_x)$ s'écarte assez peu d'une droite passant par l'origine, si on se contente d'une gamme restreinte de chronaxies. Ce sont précisément les conditions des expériences de FABRE, lequel n'a étudié que des tissus de caractéristiques chronologiques voisines (préparations de sciatique gastro-cnémien de Grenouille à diverses températures) et ne s'est pas adressé à

des tissus de chronaxies très différentes ce qui eut été nécessaire pour déterminer la loi avec rigueur.

2° Cet auteur (49) insiste sur le fait que le facteur de proportionnalité K décroît avec le vieillissement.

A la suggestion de LAPICQUE nous nous sommes demandés si ce fait paradoxal ne trouverait pas son explication dans les phénomènes de « décalage » du seuil de l'excitation d'ouverture, phénomènes que LAUGIER (213) a systématiquement étudiés.

En effet, ainsi qu'en convient FABRE (100) les courants linéaires interrompus doivent, lors de la rupture, provoquer l'excitation d'ouverture. Or dans les expériences de FABRE l'excitation d'ouverture a pu se produire, les deux électrodes étant symétriques (excitateur de LAPICQUE). On sait, en effet, que pour être pratiquement à l'abri de cette sorte d'excitation il faut utiliser une anode de grande surface (électrode diffuse) (LAUGIER) (213). En outre rien ne différencie une telle excitation d'une excitation de fermeture si ce n'est son point d'origine (anode). FABRE n'a pas, que nous sachions, déterminé celui-ci ; ce qui n'est d'ailleurs possible que de deux manières : soit indirectement par la méthode des localisations d'effets thermiques ou toxiques (CARDOT) (46) soit directement au moyen de l'enregistrement du potentiel d'action [HEINBECKER (148), A. M. MONNIER et M. DUBUISSON (244)].

Voyons si le schéma rendrait compte de l'excitation d'ouverture dans les conditions où s'est placé FABRE.

Considérons donc l'« état d'excitation » au moment t' de la rupture :

$$V = R\alpha\tau_1 \left[6 \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) - \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) \right]$$

à cet instant t' les différences de potentiel aux bornes des condensateurs sont :

$$V_1 = R\alpha \left[t' - \tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) \right]$$

$$V_2 = R\alpha \left[t' - 6\tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) \right].$$

Ces condensateurs vont se décharger suivant des vitesses

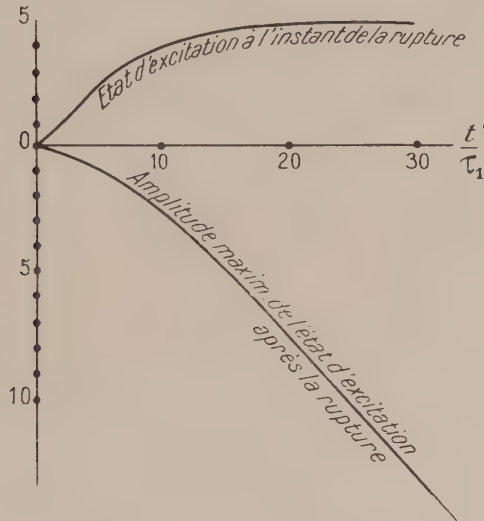


FIG. 22. — Stimulation par ondes cunéiformes. Etat d'excitation en fonction de la durée d'ascension $\frac{t'}{\tau_1}$.

différentes. Au bout d'un temps t après la rupture, les potentiels seront :

$$V_1 = R\alpha \left[t' - \tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) \right] e^{-\frac{t}{\tau_1}}$$

$$V_2 = R\alpha \left[t' - 6\tau_1 \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) \right] e^{-\frac{t}{6\tau_1}}$$

L'« état d'excitation » V est exprimé comme d'habitude par la différence de ceux-ci. Il est facile de démontrer qu'après la rupture il décroît, s'annule, change de signe, passe par un maximum (négatif) et revient au zéro.

L'instant t_m de ce maximum se calcule aisément :

$$t_m = \frac{6}{5} \left[\log \text{nep} \frac{6 \left[t' - \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) \right]}{\left[t' - 6 \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) \right]} \right] \tau_1.$$

En calculant t_m pour divers temps d'ascension t' puis en portant ces valeurs de t_m dans l'expression de « l'état d'excitation », nous obtenons l'amplitude négative maxima de celui-ci en fonction de t' . Le tableau IX et le graphique 22 représentent pour diverses valeurs du temps d'établissement t' , l'amplitude positive de l'état d'excitation au moment de la rupture ainsi que l'amplitude négative maxima qu'il atteint après celle-ci.

TABLEAU IX

Etat d'excitation en fonction de la durée d'ascension $\frac{t'}{\tau_1}$
1° à la fin de celle-ci 2° après la rupture (valeur maxima)

$\frac{t'}{\tau_1}$	Etat d'excitation à la fin de l'ascension	Etat d'excitation négatif maximum consécutif à la rupture
0,3	0,035	
0,6	0,120	0,0117
1,2	0,432	0,0458
1,8	0,713	0,1075
2,4	1,066	0,1878
3,0	1,412	0,2895
3,6	1,728	0,4135
4,2	2,030	0,5514
4,8	2,308	0,7130
5,4	2,555	0,8960
6,0	2,792	1,075
7,2	3,200	1,510
9,0	3,660	2,220
12,0	4,180	3,580
18,0	4,700	6,640
24,0	4,880	10,03
30,0	4,960	13,36
∞	5,000	∞

On remarque que pour de petits temps t' , le phénomène positif (que nous admettons avoir lieu à la cathode) est prépondérant ; mais que le phénomène négatif, lequel en raison de la même convention, siège à l'anode, devient rapidement très important tandis que t' croît. Supposons donc les seuils de fermeture et d'ouverture égaux, cela par raison de simplicité. Remplaçons dans l'expression de l'« état d'excitation » la

intensité finale

pente par sa valeur : $\frac{\text{intensité finale}}{\text{temps d'établissement.}}$

L'inverse de cette expression nous donne les intensités finales, en fonction de t' , nécessaires pour obtenir soit l'excitation cathodique (fermeture) soit l'excitation d'ouverture. Tableau X, figure 23.

TABLEAU X

Ondes cunéiformes. Intensité finale en fonction du temps d'ascension $\frac{t'}{\tau_1}$. Lois de fermeture et d'ouverture.

$\frac{t'}{\tau_1}$	Loi de fermeture	Loi d'ouverture
0,3	8,58	
0,6	4,00	51,30
1,2	2,58	26,20
1,8	2,52	16,70
2,4	2,25	12,80
3,0	2,13	10,40
3,6	2,08	8,72
4,2	2,07	7,55
4,8	2,08	6,72
5,4	2,12	6,02
6,0	2,15	5,60
7,2	2,25	4,76
9,0	2,46	4,07
12,0	2,87	3,34
18,0	3,83	2,71
24,0	4,91	2,40
30,0	6,04	2,26

On voit que la loi d'ouverture passe au-dessus de celle de fermeture tant que t' reste petit. Dans cette zone, seule l'excitation de fermeture est obtenue si l'intensité finale n'est pas excessive. Mais au delà d'un certain temps d'établissement la courbe d'ouverture passe au-dessous de la loi de fermeture, ce

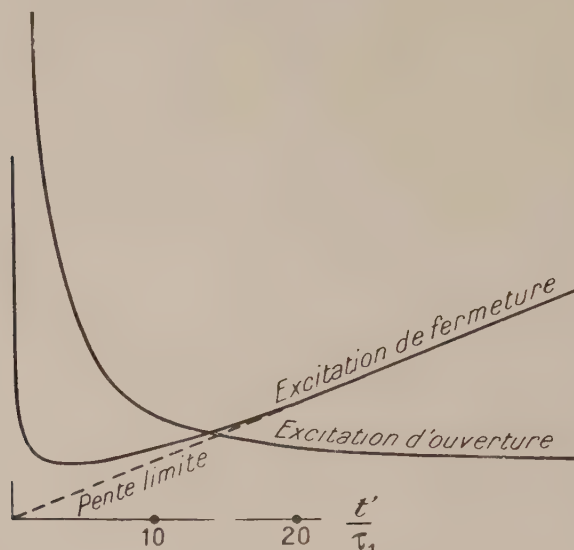


FIG. 23. — Stimulation par ondes cunéiformes. Intensité finale en fonction du temps d'ascension $\frac{t'}{\tau_1}$ Lois d'excitation de fermeture et d'ouverture.

qui a pour conséquence une réduction apparente de l'intensité finale liminaire. L'examen de la figure 23 montre immédiatement qu'il en résulte un accroissement du temps d'établissement t' c'est-à-dire une diminution *apparente* de la pente limite qui peut être considérable. Dans ce cas, la « constante linéaire » paraîtra très élevée. Admettons que le seuil d'excitation d'ouverture augmente, la courbe correspondante se relèvera ; la pente limite semblera croître et la constante linéaire sera réduite.

Si l'hypothèse que nous venons de formuler est exacte, tout

ce qui tiendra à empêcher l'excitation d'ouverture aura pour effet de réduire CL. Il faut se rappeler ici que les expériences de FABRE sont faites sur les préparations neuro-musculaires stimulées en courant descendant. Dans ces conditions on sait que lorsque le courant stimulant atteint une certaine intensité, l'influx né à l'anode, lors de la rupture, est bloqué à la cathode et ne peut atteindre le muscle. Il existe un *seuil* pour le courant capable de provoquer un tel *blocage électrotonique*. LAUGIER (213) (p. 89) a montré que ce seuil se relevait à la suite de passages de courant ; après un certain temps de repos le décalage du blocage disparaît mais, et ceci est capital pour notre raisonnement : « Le temps pendant lequel le tissu doit se reposer (après une stimulation) pour que le décalage soit dissipé est variable : et il augmente d'une façon continue au cours du vieillissement de la préparation ; au début d'une série d'expériences, il suffit généralement de deux ou trois minutes de repos pour que le nerf étudié revienne à son état initial, au bout d'une heure d'expérimentation il faut cinq ou six minutes pour obtenir le même résultat : au bout de deux ou trois heures d'expérimentation, l'on a fréquemment des préparations qui ne donnent que l'excitation de fermeture à tous les niveaux pendant un quart d'heure ou une demi-heure. »

Ainsi à la suite de stimulations préalables et au fur et à mesure que la préparation vieillit le seuil d'ouverture *apparent* croît : la courbe correspondante de la figure 23 se relève et finit par passer au-dessus de la loi de fermeture démasquant peu à peu la véritable pente limite. Donc au cours du vieillissement, la constante linéaire diminuerait progressivement jusqu'à sa vraie valeur. C'est justement ce qu'on peut observer sur une expérience de FABRE (100) (p. 1296) : un quart d'heure après dissection le temps d'établissement est très grand, la constante linéaire 70° , la chronaxie $0^\circ,19$ soit : $CL = 370 C_x$

$$3 \text{ h après : } CL = 16^\circ \quad C_x = 0^\circ,16 \quad CL = 100 C_x$$

$$5 \text{ h après : } CL = 16^\circ,6 \quad C_x = 0^\circ,24 \quad CL = 70 C_x$$

$$18 \text{ h après : } CL = 17^\circ \quad C_x = 0^\circ,21 \quad CL = 33 C_x$$

On voit que c'est seulement sur des préparations soi-disant vieilles que FABRE observe des pentes limites de même ordre que celles indiquées par V. KRIES, K. LUCAS et LAPICQUE. Comme ces auteurs ont évidemment opéré le plus souvent sur des organes fraîchement disséqués et ne signalent point ces pentes limites si faibles, indiquées par FABRE, on est en droit d'attribuer ce désaccord à la nature des courants utilisés : courants suivis de plateau et courants brusquement interrompus. Ajoutons qu'au cours de nos recherches personnelles, que nous exposerons plus loin, chapitre VII, nous n'avons jamais observé les pentes limites minimales indiquées par FABRE.

Ainsi, tout en reconnaissant la possibilité de caractériser les vitesses d'excitabilité au moyen de la constante linéaire, il nous paraît que les ondes cunéiformes de FABRE sont impropres à sa mesure. Ces ondes conduiraient à attribuer à celle-ci une fausse valeur laquelle ne serait liée que d'une façon apparente à l'état physiologique de la préparation.

FABRE (100) a d'ailleurs senti qu'il lui fallait éviter les phénomènes d'excitation d'ouverture qui pourraient venir fausser ses résultats. Dans ce but, il a parfois substitué à l'interruption brusque une décharge lente (dont il n'indique pas la constante de temps). En effet, des courants à décroissance exponentielle [LAUGIER (213)] sont d'une efficacité plus faible pour l'excitation d'ouverture que des courants à fin brusque. En outre, ces courants, du fait de leur lente décroissance qui augmente leur durée, relèvent incontestablement davantage le seuil du blocage cathélectrotonique. Donc l'emploi d'une telle forme de rupture devrait amener, après seulement un petit nombre de stimulations, la suppression complète de tout l'effet de l'excitation d'ouverture. A ce moment la pente limite observée serait la pente limite vraie, la constante linéaire serait faible. Or FABRE remarque que des courants progressifs se terminant par une décharge lente *vieillissent* la préparation au bout de quelques excitations ce qui est la traduction libre du fait que celle-ci ne présente plus sa pente limite faussement réduite mais bien sa pleine valeur.

Ainsi tout ce qui réduit l'excitation d'ouverture semble être

la condition nécessaire à l'obtention de constantes linéaires normales, c'est-à-dire petites. C'est pourquoi nous n'avons pas constaté dans nos expériences (chapitre VII) les pentes limites très faibles, c'est-à-dire les grandes constantes linéaires remarquées par FABRE. En effet nous utilisons comme stimuli des décharges de double condensateur, lesquelles permettent la mise en évidence des lois d'excitation par courants progressifs tout en évitant la production d'excitation d'ouverture grâce à leur phase de décroissance très graduelle.

En résumé, notre schéma de l'excitation traduisant convenablement un grand nombre de phénomènes connus, nous sommes en droit de chercher par son intermédiaire l'explication des faits paradoxaux : ainsi il nous semble probable que les expériences de FABRE n'autorisent point toutes les conclusions que cet auteur en a tirées.

STIMULATION PROVOQUÉE PAR UNE LACUNE INTRODUITE DANS UN COURANT PROGRESSIF LINÉAIRE

M. OZORIO DE ALMEIDA et A.-B. CHAUCHARD (258) ont montré que si dans un courant progressif inefficace (pente inférieure à la limite), appliqué sur un sciatique gastro-cnémien de Grenouille, on pratique, après quelques secondes d'établissement, une interruption de 0,5 on observe une excitation. L'effet de cette brève lacune est tel qu'il est possible d'obtenir l'excitation avec des courants progressifs de pente plusieurs dizaines de fois inférieure à la limite. Le schéma rend compte de la plupart des faits observés dans ce cas. Il faut s'attendre à ce qu'avant la fin de l'interruption se produise une excitation d'ouverture comme nous l'avons montré plus haut. Si nous considérons t' , temps d'établissement, comme très grand (ce qui est le cas dans les expériences de ces auteurs) les formules ci-dessus se simplifient et conduisent pour l'« état d'excitation » V à l'expression :

$$V = R\alpha t' \left[e^{-\frac{t''}{\tau_1}} - e^{-\frac{t''}{6\tau_1}} \right]$$

t'' étant la durée de la lacune.

Attribuons à celle-ci la valeur $0^{\circ},5$, soit $1,66 C_x$ la chronaxie C_x du sciatique de Grenouille étant supposée égale à $0^{\circ},3$, $\frac{t''}{\tau_1}$ devient égale à $\frac{1,66 C_x}{2,22 C_x} = 0,75$.

D'où pour l'état d'excitation à la fin de l'interruption la valeur : $V = -0,41 R\alpha t'$ ou $-0,41 RI_m$. I_m étant l'intensité au moment de la lacune.

Cette valeur est négative et presque égale en valeur absolue à celle de l'amplitude maxima atteinte par l'« état d'excitation » consécutivement à la rupture d'un courant constant, d'intensité égale à l'intensité I_m ($V = 0,583 RI_m$). En conséquence il sera aisé d'obtenir une excitation d'ouverture dans ces conditions. En effet, juste avant l'interruption l'état d'excitation est :

$$V = 5 R\alpha\tau_1 = 5 R\tau_1 \frac{I_m}{t'}$$

Attribuons au temps d'établissement t' une durée de 2 secondes, exprimons t' et τ_1 en fonction de la « chronaxie » C_x il vient

$$V = 0,00167 RI_m.$$

Ainsi l'état d'excitation avant l'interruption est très inférieur en valeur absolue à celui après. Donc il est possible d'obtenir, grâce à une interruption brève, une excitation avec une pente très au-dessous de la pente limite, mais il s'agit en ce cas d'une excitation d'« ouverture ».

Cependant M. OZORIO DE ALMEIDA et A.-B. CHAUCHARD (258) observent parfois, consécutivement à la lacune, une excitation de fermeture. Ceci s'explique également au moyen du schéma, mais le calcul est un peu plus compliqué.

Considérons un condensateur C_1 par exemple, la différence de potentiel à ses bornes est, à la fin de l'interruption qui a été faite après un temps d'établissement t' prolongé :

$$V_1 = R\alpha t' e^{-\frac{t''}{\tau_1}}$$

A ce moment l'intensité du courant reprend brusquement

une valeur $R\alpha(t' + t'')$ (très peu différente de la valeur au début de la lacune) et continue à croître linéairement. A un instant t après le rétablissement du courant, la différence de potentiel V_1 est l'intégrale de l'équation.

$$\tau_1 \frac{dV_1}{dt} + V_1 = R\alpha(t' + t)$$

soit :

$$V_1 = R\alpha \left[t' + t - \tau_1 - t' \left(1 - e^{-\frac{t''}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right].$$

On obtient une équation analogue pour le deuxième condensateur ce qui conduit à l'expression suivante pour l'état d'excitation :

$$V = R\alpha \left[t' \left(1 - e^{-\frac{t''}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_1}} - t' \left(1 - e^{-\frac{t''}{\tau_2}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_2}} + \tau_2 - \tau_1 \right].$$

Après rétablissement du courant, l'« état d'excitation » qui était négatif, s'annule, puis change de signe, passe par un maximum, décroît et tend vers une valeur limite positive. Il faut donc calculer ce maximum qui se produit à l'instant t_m .

$$t_m = \frac{6}{5} \tau_1 \ln 6 \frac{1 - e^{-\frac{t''}{\tau_1}}}{1 - e^{-\frac{t''}{6\tau_1}}} = 2,67 \tau_1.$$

En portant dans cette expression la valeur de la durée t'' de la lacune que nous avons admise (0⁵,5) puis en attribuant à t la valeur de t_m ainsi calculée, l'« état d'excitation » V s'exprime par

$$V = 0,0401 R\alpha t' + 5 R\alpha \tau_1.$$

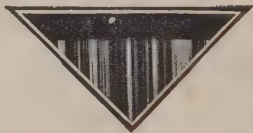
Remplaçons la pente par sa valeur $\frac{I_m}{t'}$ et donnons à t' et τ_1 les mêmes valeurs en fonction de la chronaxie C_x que précédemment

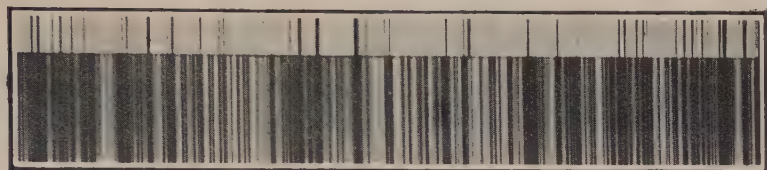
$$V = 0,04177 R I_m.$$

L' « état d'excitation » *positif* est ainsi seulement 0,072 fois celui qui serait obtenu à la suite de la fermeture du courant constant I_m . Mais il est toutefois très supérieur (25 fois) à celui produit par le courant progressif atteignant l'intensité I_m au bout du temps t' . On voit donc qu'il est possible d'obtenir ainsi une excitation de fermeture à la suite du rétablissement du courant.

En résumé, le schéma montre qu'une brève lacune introduite dans un courant progressif peut engendrer une excitation de fermeture ou d'ouverture (cette dernière plus facilement) avec des pentes très inférieures à la pente limite, pourvu que le temps d'ascension soit suffisamment grand.

Ceci est bien conforme aux résultats de M. OZORIO DE ALMEIDA et A.-B. CHAUCHARD (258). Toutefois ces auteurs obtiennent l'excitation d'ouverture avec une intensité finale I_m inférieure à celle nécessaire lors de la rupture d'un courant constant. Il s'agit probablement ici du décalage du seuil d'ouverture dont nous avons parlé plus haut. Parfois aussi ils observent l'excitation de fermeture avec une intensité finale légèrement inférieure à la rhéobase. C'est sans doute un phénomène parallèle à celui mis en évidence par LAPICQUE et LAUGIER (201) sur les tissus d'excitabilité lente où l'efficacité d'un courant subrhéobasique se trouve accrue jusqu'à excitation s'il est interrompu puis rétabli, phénomène que le schéma dans sa forme présente ne traduit pas.





CHAPITRE V

Stimulation par décharges de condensateur



DANS ce cas le courant stimulant s'exprime par : $I = I_0 e^{-\frac{t}{\gamma}}$ γ étant égal à la constante de temps du circuit de décharge. Il est facile de calculer l' « état d'excitation » V

$$V = RI_0 \gamma \left[\frac{e^{-\frac{t}{\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\gamma}}}{\tau_1 - \gamma} - \frac{e^{-\frac{t}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\gamma}}}{6\tau_1 - \gamma} \right].$$

Nous pouvons tirer immédiatement de cette équation deux déductions sensiblement conformes aux expériences physiologiques.

1° Si γ est petit par rapport à τ_1 , l'état d'excitation V est proportionnel à γ ;

2° Si γ est très grand, l'état d'excitation V est d'expression identique à celle calculée pour la stimulation par courant constant.

Le modèle hydraulique ne peut guère servir à la détermination (laborieuse par le calcul) de la relation entre l'état d'excitation et la constante γ de la décharge, car la réalisation de courants d'eau coulant suivant des lois exponentielles de diverses constantes de temps serait peu commode. Le modèle électrique reprend donc ici tout son avantage.

Réalisation du modèle électrique. — Il se compose essentiellement du Pont de Wheatstone déséquilibré précédemment décrit. La différence de potentiel transitoire existant entre les

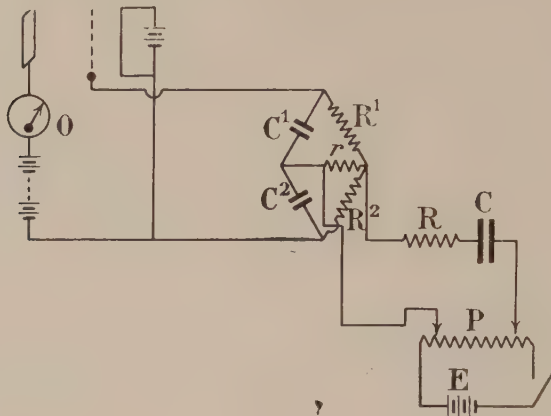


FIG. 24. — Réalisation du modèle électrique du schéma de l'excitation :

O oscillographe Dubois inséré dans le circuit plaque d'une triode.

$$R^1, R^2 = 95.000 \, \omega$$

$$r = 2.000 \, \omega$$

$$C_1 = 10^{-7} \text{ farad}$$

$$C_2 = 6 \, C_1.$$

En conséquence le calcul indique que le maximum de la différence de potentiel aux sommets du pont, sous l'effet d'un courant constant circulant dans r , se produit au bout de $207 \, \sigma$. La figure montre en outre le dispositif utilisé pour la « stimulation » par décharge de condensateur :

C = condensateur variable

$$R = 23.500 \, \omega$$

P = potentiomètre de Lapicque ($40 \, \omega$).

En conséquence la constante de temps de la décharge est égale à $23.500 \, C$.

sommets est enregistrée photographiquement au moyen d'un oscillographe électromagnétique de Dubois, par l'intermédiaire toutefois d'une triode amplificatrice, cela afin d'avoir un montage réellement électrométrique. (Fig. 24.)

Marche d'une expérience. — Quelques enregistrements de

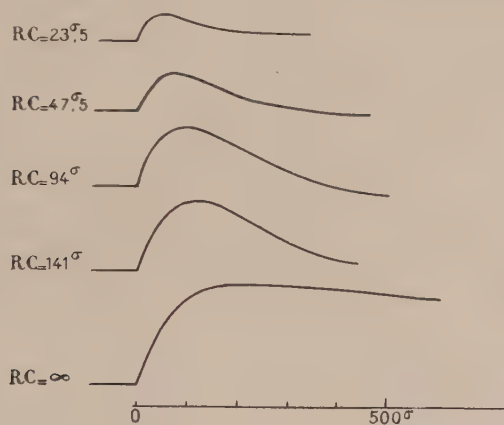


FIG. 25. — Modèle électrique du schéma de l'excitation. Calques d'oscillogrammes montrant « l'état d'excitation » provoqué par des décharges de capacités diverses chargées au même potentiel.

l'« état d'excitation » produit par la décharge d'une même capacité, chargée à des potentiels différents, étaient effectués afin de s'assurer de la proportionnalité des élongations de l'oscillographe et la différence de potentiel aux bornes du pont ou « état d'excitation ».

Ensuite nous exécutions une série d'enregistrements de l'« état d'excitation » produit par des décharges de capacités différentes mais chargées au même potentiel. La figure 25 représente les calques de ces enregistrements.

TABLEAU XI

Stimulation par décharges de condensateur

Constante de temps de la décharge en σ	Durée utile de la décharge en σ	Rapport durée utile	Amplitude relative maxima de l'état d'excitation	Amplitude initiale relative de la décharge
		constante de temps		
∞	207	0,00	1	1
235	132	0,56	0,63	1,58
188	111	0,59	0,59	1,70
141	100	0,71	0,52	1,91
94	90	0,96	0,44	2,27
47	63	1,34	0,30	3,34
23,5	42	1,78	0,18	5,55

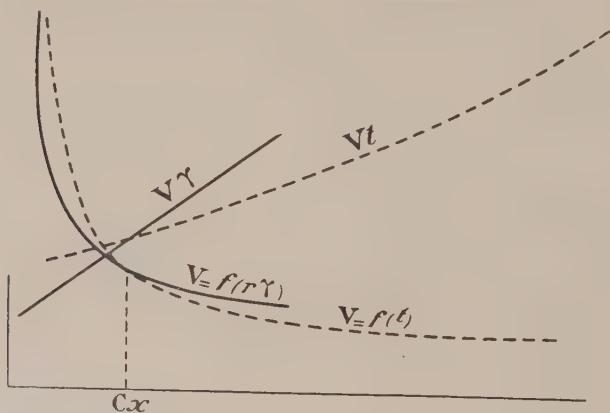


FIG. 26. — Comparaison des lois d'excitation (vol-
tages et quantités liminaires) par courant constant
($V = ft$ et Vt) et par décharges de condensateur
($V = f(r\gamma)$ et $V\gamma$) telles qu'elles sont déduites du
schéma de l'excitation.

Le tableau XI montre quelle est, en fonction de la capacité de décharge, l'amplitude maxima relative de l' « état d'excitation » et la durée correspondant à cette amplitude ou durée utile. L'inverse de l'état d'excitation permet de calculer la relation entre le potentiel liminaire et la constante de temps de la

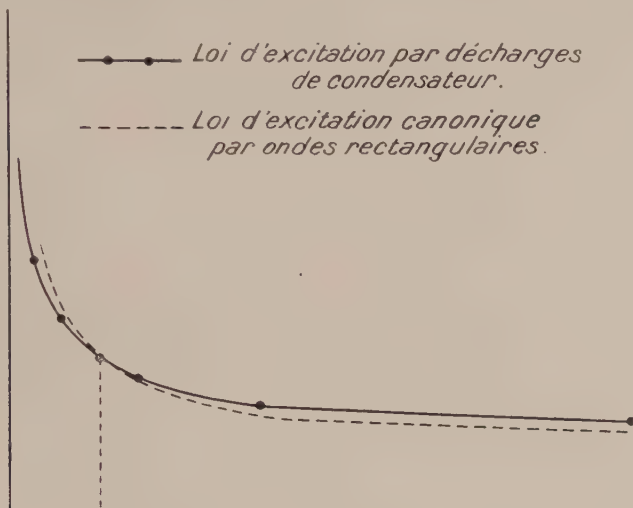


FIG. 26 bis. — Comparaison des lois d'excitation expérimentales (voltages liminaires) par courant constant et par décharges de condensateur.

décharge. Sur la figure 26 se trouve la courbe exprimant cette relation. $V = f(r\gamma)$. Sur cette même figure se trouve tracée la loi de stimulation par courant constant $V = f(t)$ tel que la connaissance des constantes de temps des circuits du pont permet de la calculer. Les échelles de ces courbes sont ajustées de telle sorte que les courbes aient commune rhéobase et se coupent à la chronaxie. On voit donc que la loi de stimulation par décharges de condensateur se relève au-dessus de la courbe de stimulation par courant constant pour les constantes de temps de décharge supérieure à la « chronaxie » et passe au-dessous de cette courbe lors des décharges plus brèves que la « chro-

naxie ». Ce fait est conforme à l'expérience ainsi que l'indique la figure 26bis qui nous a été communiquée par L. LAPICQUE. Sur cette figure, une loi expérimentale de stimulation par décharges de condensateur et la loi classique de stimulation par ondes rectangulaires (LAPICQUE) (179) sont dessinées de la même façon que sur la figure 26 et montrent qu'il existe entre elles une divergence semblable à celle théoriquement calculée. Ce point a récemment reçu une nouvelle confirmation expérimentale par GRUNDFEST (145).

COEFFICIENT D'ÉQUIVALENCE DE LA DÉCHARGE DE CONDENSATEUR CORRESPONDANT À LA CHRONAXIE

La figure 26 permet de calculer que la constante de temps de la décharge correspondant à la chronaxie est 127σ . Or la chronaxie calculée d'après les constantes de temps des circuits du pont est $0,45 \tau_1$

soit $0,45 \times 96\,500 \times 10^{-6} = 43,5$.

Le rapport $\frac{C_x}{RC}$ est donc $\frac{43,5}{127} = 0,34$.

Ce chiffre est remarquablement voisin de celui déterminé expérimentalement par L. et M. LAPICQUE (188) soit 0,37 ⁽¹⁾.

FRACTION UTILE DES DÉCHARGES

Le tableau XI indique aussi le rapport entre la durée utile de la décharge et la constante de temps de celle-ci. Le rapport

$\frac{\text{durée utile}}{\text{constante de temps}}$ s'élève au fur et à mesure que la décharge est plus brève.

⁽¹⁾ Rappelons ici que nous avons (238), ainsi que Bouman (29) (mais indépendamment l'un de l'autre), proposé un raisonnement théorique permettant d'attribuer à ce rapport précisément le chiffre de Lapique (0,37). Ce raisonnement s'applique donc au schéma de l'excitation, tout au moins avec une certaine approximation, étant donné le chiffre très voisin de 0,37 calculé ici.

D'autre part, comme nous connaissons la loi des voltages relatifs nécessaires à la stimulation en fonction des constantes de temps de décharges (tableau XI) il est possible de calculer

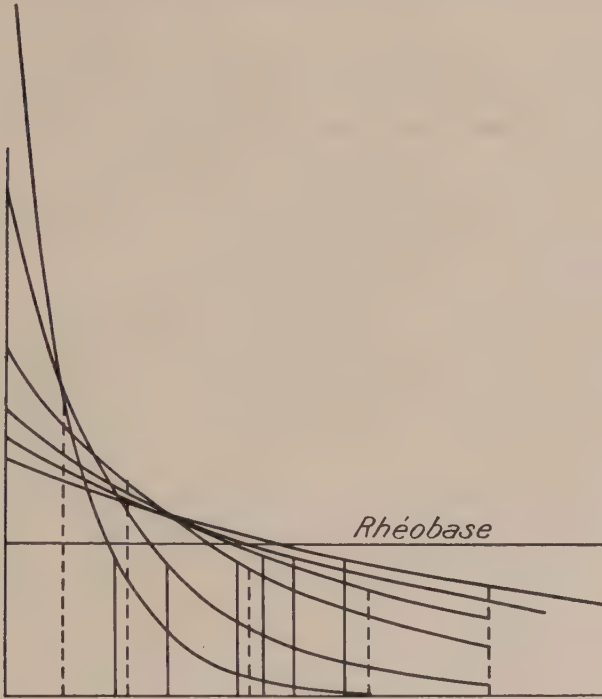
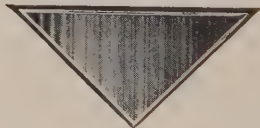


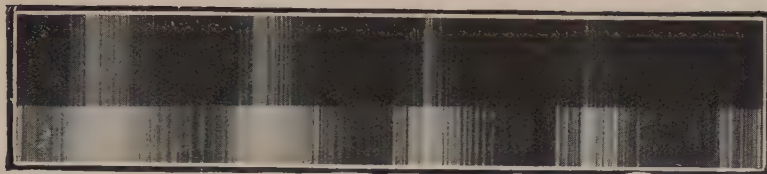
FIG. 27. — Stimulation par décharges de condensateur. Durées utiles (trait plein) de décharges d'amplitudes et de constantes de temps (trait pointillé) diverses.

quel est le voltage résiduel de la décharge quand la durée utile est écoulée. Le résultat du calcul est illustré par la figure 27. Les constantes de temps sont indiquées en pointillé, les durées utiles en trait plein. On voit que, lorsque les décharges ont atteint leur durée utile, le voltage résiduel est légèrement inférieur à la rhéobase. Ceci est conforme aux résultats de HERMANN (153) et à ceux plus récents de FABRE (104) mais ne s'accorde

qu'imparfaitement avec des expériences physiologiques de LAPICQUE (179) lequel, s'il a bien observé que le voltage résiduel est plus bas que la rhéobase pour les capacités élevées a toutefois remarqué surtout avec des excitabilités lentes (collumellaire de l'escargot) que ce voltage résiduel dépassait la rhéobase dans la zone des décharges brèves. Ce désaccord est évidemment dû au fait que nous avons signalé, à savoir que les lois d'excitation déduites du schéma s'écartent des résultats expérimentaux dans la zone des temps courts. Cette divergence est d'ailleurs beaucoup plus sensible sur les tissus lents que sur les organes à petite chronaxie, comme le révèle l'examen des expériences de LAPICQUE (179).

Indiquons toutefois que, tel quel, le présent schéma suit de plus près la réalité physiologique que ne le fait la théorie de l'excitation la plus récente (OZORIO DE ALMEIDA, 257). En effet, d'après les tables publiées par cet auteur, il est possible de calculer le voltage résiduel des décharges de condensateur. Ce voltage, selon cette théorie, est d'autant plus inférieur à la rhéobase que la durée de la décharge est plus brève, ce qui est le contraire de ce que LAPICQUE a observé (179).





CHAPITRE VI

Stimulation par décharges de double condensateur. — Etude des phénomènes de para-résonance et de leurs analogies physiques



On sait, depuis DU BOIS REYMOND, que l'influx nerveux s'accompagne d'une variation négative transitoire de la polarisation électrique normale du nerf, laquelle variation est actuellement dénommée potentiel d'action. Le potentiel d'action étant toujours présent quand l'influx nerveux se manifeste, on a été conduit

peu à peu à admettre que le potentiel d'action, image de l'influx nerveux, serait l'influx lui-même ⁽¹⁾. C'est ainsi qu'à la suite de HERMANN (152) il est admis, à peu près généralement, que la propagation de l'influx le long de la fibre est due aux courants locaux provoqués par le potentiel d'action. Ce dernier agirait comme stimulus électrique vis-à-vis des portions de la fibre non encore excitée. Celles-ci deviendraient à leur tour siège d'un potentiel d'action lequel stimulerait des régions plus lointaines. Ainsi le phénomène atteint progressivement tous les points de la fibre. La propagation ressemble à la combustion d'une traînée de poudre par le fait que le phénomène

⁽¹⁾ Le caractère d'absolue généralité de la co-existence du potentiel d'action et de l'activité physiologique du nerf a été démontrée par Keith Lucas (228).

trouve sur son parcours des sources d'énergie nouvelles, de sorte que sa vitesse et son amplitude se maintiennent constantes ⁽¹⁾.

Bien entendu, l'énergie qui déclanche successivement le phénomène en chaque point n'est pas thermique, mais électrique. Enfin, au contraire de la traînée de poudre, la fibre nerveuse revient à son état initial et peut réagir identiquement après une certaine phase de repos (période réfractaire).

LAPICQUE (173) a généralisé le point de vue ci-dessus, en admettant que tout organe se comporte vis-à-vis de son nerf comme s'il était excité par un stimulus électrique semblable au potentiel d'action par la forme, l'amplitude et la durée. Il y avait donc un grand intérêt théorique à réaliser la stimulation *directe* d'organes divers avec des courants de forme et de durée semblables à celles des potentiels d'action des nerfs qui les commandent normalement. C'est dans ce but que LAPICQUE (174) a employé comme stimulus des décharges de double condensateur, dont la forme se rapprochait de celle que BERNSTEIN avait indiqué être celle du potentiel d'action nerveux.

Les lois d'excitation (voltages-durées) correspondant à ces décharges ont une allure remarquable. Elles indiquent, en effet, l'existence d'une décharge de double condensateur de durée optima, c'est-à-dire stimulant avec le minimum de voltage. Or cette durée optima est proportionnelle à la chronaxie de l'organe étudié : il y a donc en ce cas *accord* entre la durée de l'onde et la caractéristique chronologique du tissu. Ceci est un phénomène de *résonance* caractéristique. LAPICQUE a démontré expérimentalement que la conséquence de ce fait était la possibilité d'exciter *sélectivement* (186) des organes selon la relation entre leur chronaxie et la durée de la décharge. C'est à partir de cette expérience fondamentale que LAPICQUE (176-181) a

⁽¹⁾ La constance de ces facteurs observée en tous points du parcours du potentiel d'action suffit à écarter toute hypothèse de fonctionnement de la fibre nerveuse reposant sur la propagation d'une perturbation électrique dans un système inerte comme un câble télégraphique [Göthlin (143), Crehore et Williams (54)].

édifié une théorie du fonctionnement du système nerveux, basé sur des aiguillages entre neurones, lesquels aiguillages sont conditionnés par l'accord entre les chronaxies des divers éléments anatomiquement distincts, composant chaque voie nerveuse.

Nous nous sommes proposés de voir si notre schéma d'excitation rendait compte des modalités de l'excitation physiologique par ondes de double condensateur. Nous verrons qu'il en est bien ainsi et, en outre, cette étude nous a conduits à une généralisation importante, laquelle a des conséquences assez curieuses que nous avons pu vérifier physiologiquement. Cette généralisation est suggérée par la forme suivant laquelle on peut écrire les équations caractéristiques du schéma et de la décharge stimulante. En effet, au début de ce travail, nous avons dit qu'il y avait le choix, pour l'intégration des équations dérivées du schéma, entre deux méthodes. Celle que nous avons employée jusqu'ici consiste à intégrer séparément les équations des deux circuits du schéma, ce qui rend les phénomènes plus directement intelligibles, mais constitue un procédé plutôt lent. Présentement nous allons raisonner avec avantage sur une équation différentielle du deuxième ordre qui résulte de la combinaison des équations représentant les différences de potentiel aux bornes de chaque condensateur.

$$\tau_1 \frac{dV_1}{dt} + V_1 = RI \quad (1)$$

$$K\tau_1 \frac{dV_2}{dt} + V_2 = RI \quad (2)$$

K étant le rapport $\frac{\tau_2}{\tau_1}$ des
constantes de temps des
circuits du schéma.

L'« état d'excitation » s'exprimant par : $V = V_1 - V_2$, nous pouvons écrire :

$$\tau_1 \frac{dV_1}{dt} + V_1 = K\tau_1 \left(\frac{dV_1}{dt} - \frac{dV}{dt} \right) + V_1 - V$$

c'est-à-dire :

$$(K - 1) \tau_1 \frac{dV_1}{dt} = K\tau_1 \frac{dV}{dt} + V.$$

Cette relation nous donne $\frac{dV_1}{dt}$, puis par une dérivation : $\frac{d^2V_1}{dt^2}$. Portons ces valeurs dans l'équation (1) préalablement dérivée, nous obtenons tous calculs faits :

$$K\tau_1^2 \frac{d^2V}{dt^2} + (K + 1) \tau_1 \frac{dV}{dt} + V = R (K - 1) \tau_1 \frac{dI}{dt}.$$

Cette équation peut se simplifier encore. Divisons par $K\tau_1^2$ il vient :

$$\frac{d^2V}{dt^2} + \left(\frac{K + 1}{K\tau_1} \right) \frac{dV}{dt} + \frac{V}{K\tau_1^2} = R \left(\frac{K - 1}{K\tau_1} \right) \frac{dI}{dt}.$$

Posons :

$$\begin{aligned} -\frac{1}{\tau_1} &= -\frac{B}{T} - \frac{1}{T} \\ -\frac{1}{K\tau_1} &= -\frac{B}{T} + \frac{1}{T} \end{aligned}$$

d'où on tire

$$\frac{2B}{T} = \frac{K + 1}{K\tau_1} \quad \text{et} \quad \frac{2}{T} = \frac{K - 1}{K\tau_1}.$$

L'équation ci-dessus peut donc s'écrire :

$$\frac{d^2V}{dt^2} + \frac{2B}{T} \frac{dV}{dt} + \left(\frac{B^2 - 1}{T^2} \right) V = \frac{2R}{T} \frac{dI}{dt}. \quad (31)$$

B est lié au rapport K des constantes de temps des deux circuits du schéma par la relation simple :

$$B = \frac{K + 1}{K - 1}. \quad (32)$$

De plus, T est une constante de temps qui dépend de K et qui est proportionnelle à τ_1 , c'est-à-dire à la chronaxie :

$$T = \frac{2K\tau_1}{K - 1}. \quad (33)$$

Ainsi l'équation ci-dessus se ramène à un type bien connu, très général ⁽¹⁾ ; c'est celui qui exprime nombre de phénomènes les plus divers : mouvements d'un système (mécanique ou électrique) soumis à des forces d'inertie, de frottement, d'élasticité ; réactions chimiques consécutives, etc. Mais on sait que l'allure de l'intégrale, solution d'une telle équation différentielle linéaire du 2^e ordre, à coefficients constants, dépend essentiellement des relations existant entre ses divers coefficients numériques.

Examinons donc l'équation caractéristique de cette équation différentielle. Son discriminant est égal à :

$$\left(\frac{B}{T}\right)^2 - \left(\frac{B^2}{T^2} - \frac{1}{T^2}\right),$$

c'est-à-dire à $\frac{1}{T^2}$.

Il est donc toujours positif. Les racines de l'équation caractéristique seront donc toujours réelles.

En conséquence, on peut démontrer que l'« état d'excitation » V ne sera jamais oscillant, quel que soit le rapport K des constantes de temps des circuits du schéma ⁽²⁾. La solu-

⁽¹⁾ Voir, à ce sujet l'ouvrage de Guillet (146).

⁽²⁾ Il est évident que nous aurions pu concevoir un schéma de l'excitation sous la forme d'un circuit doué de self induction, de résistance, de capacité ou sous la forme d'un système mobile doué d'inertie, de frottement, d'élasticité. Mais nous aurions dû ajuster ces trois coefficients de telle sorte que la condition de non-oscillation (réalité des racines de l'équation caractéristique) soit toujours satisfaite. Cela, non seulement aurait été une complication, mais encore nous aurait donné des difficultés plus grandes lorsque nous aurions éventuellement tenté d'interpréter la nature physiologique de ces trois coefficients. En effet, le schéma à condensateur sera, *a priori*, d'interprétation beaucoup plus facile car il ne comporte que deux coefficients, qui, de plus, sont liés par un rapport fixe (les deux constantes des circuits à condensateur qui sont entre elles dans un rapport K).

Toutefois indiquons qu'une tentative intéressante a été récemment faite par Schriever, dans ce sens (278). Cet auteur, supposant que les variations de la polarisation d'un nerf, sous l'effet d'un courant, s'exécutent comme si le nerf possédait inductance, capacité et résistance, est parvenu à rendre compte d'une manière suggestive des lois de stimulation par courants progressifs.

tion de l'équation différentielle ne sera jamais périodique mais au contraire toujours *apériodique*.

Quelle est la différence fondamentale entre les deux types de solution, périodiques ou apériodiques ? Les premières sont représentées, on le sait, par des fonctions amorties circulaires (par exemple : $e^{-bt} \sin \omega t$). Or, et c'est là le point important, les deuxièmes peuvent s'exprimer par des fonctions amorties hyperboliques (comme : $e^{-bt} \operatorname{sh} \omega t$). Toute la différence réside dans le type de la fonction qui subit un amortissement (e^{-bt}) laquelle fonction peut être dérivée soit d'un cercle, soit d'une hyperbole équilatère.

D'après KENNELLY (165), cette remarque capitale a été, pour la première fois, formulée par A. MAC FARLANE ⁽¹⁾ (230). Rappelons que les fonctions hyperboliques sont de maniement aussi facile que les fonctions circulaires. De plus, les formules de la trigonométrie hyperbolique sont sensiblement les mêmes que celles de la trigonométrie circulaire. A l'instar des fonctions circulaires, des tables donnent les valeurs des fonctions hyperboliques ⁽²⁾. Ces fonctions sont d'emploi tout à fait général. Elles permettent de résoudre de nombreux problèmes, notamment en électrotechnique [voir l'ouvrage de KENNELLY (165)]. Par exemple, seules ces fonctions donnent une solution rigoureuse de l'équation (dite « des télégraphistes ») qui exprime la propagation du courant dans un câble.

Considérons maintenant la décharge de double conden-

⁽¹⁾ Cet auteur a même démontré que le cas, intermédiaire entre les deux précédents, défini par un discriminant *nul* de l'équation caractéristique de l'équation différentielle, peut être illustré par des fonctions intermédiaires entre le cercle et l'hyperbole, c'est-à-dire par des fonctions *paraboliques*.

⁽²⁾ Les sinus et cosinus hyperboliques d'un « angle » x s'expriment par les formules simples :

$$\operatorname{sh} x = \frac{e^x - e^{-x}}{2}, \quad \operatorname{ch} x = \frac{e^x + e^{-x}}{2}.$$

sateur stimulante. Une telle décharge est la différence de deux exponentielles et s'exprime par :

$$RI \left(e^{-\frac{t}{K'\tau_1'}} - e^{-\frac{t}{\tau_1'}} \right).$$

K' étant le rapport des deux constantes de temps.

Elle peut avantageusement s'écrire :

$$RI e^{-\frac{B'}{T'}} \left(e^{+\frac{t}{T'}} - e^{-\frac{t}{T'}} \right)$$

c'est-à-dire

$$2 RI e^{-\frac{B' t}{T'}} \operatorname{sh} \frac{t}{T'}.$$

Sa forme et sa durée sont déterminées par les relations :

$$B' = \frac{K' + 1}{K' - 1} \quad , \quad T' = \frac{2 K' \tau_1'}{K' - 1}.$$

Elle est semblable, à la nature près de son terme sinusoïdal, à une oscillation *périodique amortie* : $e^{-\frac{B' t}{T'}} \sin \frac{t}{T'}.$

Finalement, l'état d'excitation est donné par l'équation :

$$\frac{d^2 V}{dt^2} + \frac{2 B}{T} \frac{dV}{dt} + \frac{B^2 - 1}{T^2} V = \frac{2 R}{T} \frac{d}{dt} \left(e^{-\frac{B' t}{T'}} \operatorname{sh} \frac{t}{T'} \right). \quad (34)$$

Pour résoudre celle-ci ⁽¹⁾ il suffit de nous reporter à une équation identique mais dont la solution est du type périodique. Il suffira, dans cette dernière, de remplacer les sinus circulaires par des sinus hyperboliques. Or, une telle équation existe, c'est celle qui régit le courant dans un circuit oscillant couplé par induction à un circuit générateur d'oscillations

(¹) Remarquons en passant que cette équation ressemble à la loi de l'excitation proposée par Du Bois Reymond. En effet, le courant stimulant y figure par sa dérivée. Mais là s'arrête l'analogie ; l'excitation est non seulement fonction de la variation du courant stimulant, mais aussi du temps qui s'écoule après cette variation.

amorties ⁽¹⁾ (fig. 28). En effet, dans ce cas, le courant, dans le circuit II est donné par

$$L \frac{d^2 i_2}{dt^2} + R \frac{di_2}{dt} + \frac{i_2}{C} = M \frac{d}{dt} \left(e^{-b't} \sin \frac{t}{T'} \right).$$

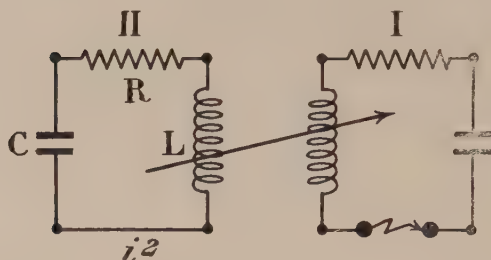


FIG. 28. — Circuits oscillants couplés, dont l'un (I) est générateur d'oscillations amorties. Le courant dans le circuit II est donné par une équation identique (à la nature près des fonctions qu'elle contient) à celle exprimant « l'état d'excitation » provoqué par une décharge de double condensateur.

La tension $e^{-b't} \sin \frac{t}{T'}$ étant la tension aux bornes de l'inductance du circuit générateur I laquelle est couplée avec l'inductance L du circuit oscillant grâce à l'inductance mutuelle M.

$\frac{1}{T'}$ et b' étant respectivement la pulsation et l'amortissement des oscillations du circuit générateur I.

(¹) Le couplage entre les deux circuits est supposé assez faible pour que l'énergie transmise au circuit II ne vienne pas en retour interférer avec l'énergie produite par le circuit I. Ceci par analogie avec la stimulation d'un organe par décharge de double condensateur ; en effet la durée et l'amplitude de cette dernière ne sont pas modifiées par l'état d'excitation qu'elle produit au sein de l'organe.

Si on pose $b = \frac{R}{2L}$ et $T = \frac{1}{\sqrt{\frac{1}{LC} - \frac{R^2}{4L^2}}}$

l'équation ci-dessus devient

$$\frac{d^2 i_2}{dt^2} + 2b \frac{di_2}{dt} + \left(\frac{b^2 + 1}{T^2}\right) i_2 = M \frac{d}{dt} \left(e^{-bt} \sin \frac{t}{T} \right)$$

laquelle présente une analogie frappante avec celle représentant l'« état d'excitation » provoqué par une décharge de double condensateur.

Ce sont donc les équations qui s'appliquent à la radio-télégraphie par ondes amorties qui vont, à la nature près des fonctions, traduire l'effet des décharges de double condensateur sur le schéma de l'excitation et sans doute aussi rendre compte du mode d'action de l'influx nerveux lui-même.

Or les phénomènes de résonance étant la principale caractéristique des circuits utilisés en radiotélégraphie, nous devons nous attendre à observer aussi dans le cas présent, malgré l'allure différente des fonctions, des phénomènes de résonance, ce qui illustrerait l'excitation sélective de LAPICQUE (186) et toutes ses conséquences.

Voici donc la généralisation que nous avons annoncée : toutes les modalités de la résonance que le calcul permet de prévoir chez les circuits oscillants vont se retrouver dans l'action des décharges de double condensateur sur le schéma de l'excitation et seront en outre susceptibles de vérifications physiologiques. Il ne nous reste plus qu'à résoudre l'équation ci-dessus. Pour cela, il nous suffit de nous reporter à l'un des traités classiques de radiotélégraphie : BOULANGER et FERRIÉ (28), GUTTON (147), BOUASSE (26) et d'y calquer le calcul conduisant à la solution du problème ci-dessus en y transposant les sinus circulaires en sinus hyperboliques. En conséquence, l'intégrale générale qui est la solution de l'équation différentielle considérée a pour expression :

$$V = A_1 e^{-\frac{Bt}{T}} \operatorname{sh} \left(\frac{t}{T} + \alpha_1 \right) + A_2 e^{-\frac{B't}{T'}} \operatorname{sh} \left(\frac{t}{T'} + \alpha_2 \right).$$

Le premier terme est l'intégrale de l'équation privée de son second membre et correspond au « régime libre ». Le deuxième est une intégrale particulière et se rapporte au « régime forcé », car la constante de temps T' qui y figure est justement celle de la décharge stimulante. Ecrivons donc

que ce terme $A_2 e^{-\frac{B't}{T'}} \operatorname{sh} \left(\frac{t}{T'} + \alpha_2 \right)$ correspondant au « régime forcé », satisfait à l'équation. Considérons que les coefficients de $\operatorname{sh} \frac{t}{T'}$ et $\operatorname{ch} \frac{t}{T'}$ sont respectivement les mêmes dans les deux membres et faisons disparaître les facteurs communs à ceux-ci. Il vient :

$$A_2 (P \operatorname{sh} \alpha_2 - Q \operatorname{ch} \alpha_2) = \frac{2 RI}{TT'}$$

$$A_2 (-Q \operatorname{sh} \alpha_2 + P \operatorname{ch} \alpha_2) = \frac{2 B' RI}{TT'}$$

avec

$$P = \frac{(B'T - BT')^2 + T^2 - T'^2}{T^2 T'^2} \quad (35)$$

et

$$Q = \frac{2 T (B'T - BT')}{T^2 T'^2} \quad (36)$$

De ces deux équations on tire :

$$A_2 = \frac{2 RI}{TT'} \sqrt{\frac{B'^2 - 1}{P^2 - Q^2}} \quad (37)$$

$$\operatorname{th} \alpha_2 = \frac{B'Q - P}{B'P - Q} \quad (38)$$

Quant à l'amplitude A_1 du régime libre et à l'« angle de phase » correspondant α_1 on a pour les déterminer les conditions initiales : au temps zéro $V = 0$ et $\frac{dV}{dt} = 0$, d'où

$$\operatorname{Coth} \alpha_1 = \frac{T}{T'} \operatorname{Coth} \alpha_2 - \frac{B'T}{T'} + B \quad (39)$$

$$A_1 = -A_2 \frac{\operatorname{sh} \alpha_2}{\operatorname{sh} \alpha_1} \quad (40)$$

Nous allons chercher pour quelle valeur de la para-période T' , l'« état d'excitation » V sera maximum (para-résonance). Nous utiliserons dorénavant les termes para-période et para-résonance, réservant les mots périodes et résonance aux seuls phénomènes périodiques.

Notons tout de suite que, contrairement à ce que l'on observe sur les circuits couplés oscillants, la résonance ne sera pas caractérisée sensiblement par $T' = T$. En effet, on peut, dans lesdits circuits, négliger l'amortissement vis-à-vis de la fréquence, tandis qu'ici l'expression identique à l'amortissement est $\frac{B'}{T'}$, laquelle varie aussi avec T' . Par conséquent, la para-résonance sera obtenue quand il y aura un certain accord à la fois entre les expressions $\frac{B}{T}$ et $\frac{B'}{T'}$ et entre T' et T . Dans ce cas, en effet, l'amplitude A_2 du « régime forcé » sera maxima.

A première vue, la para-résonance serait caractérisée par la valeur de T' qui rend minimum le dénominateur de A_2 , c'est-à-dire celle qui serait donnée par $P^2 - Q^2 = 0$. Or, quatre valeurs de T' satisfont à cette dernière relation. Mais aucune de ces valeurs de T' ne correspond aux conditions du problème. En effet, lorsque $P^2 - Q^2 = 0$, $\tan \alpha_2 = \pm 1$ d'où $\alpha_2 = \infty$; A_2 et A_1 ont donc un numérateur infini et un dénominateur nul. L'« état d'excitation » est donc indéterminé.

Les équations intégrales ci-dessus ne sont donc plus valables pour ces 4 valeurs particulières de T' . Mais une remarque intéressante va nous éviter la recherche de la solution de l'équation différentielle satisfaisant à ces conditions particulières (ce qui, par ailleurs, ne présente pas de difficultés). Considérons en effet la valeur prise par la tangente hyperbolique de l'angle α_2 pour ces différentes valeurs de T' .

Nous avons dit qu'alors : $\tan \alpha_2 = \pm 1$.

Or, si nous nous reportons au cas où l'équation différentielle présente uniquement des solutions périodiques, nous pouvons voir immédiatement que lorsque la tangente (cir-

culaire dans ce cas) de l'angle $\alpha_2 = \pm 1$, la période T' peut avoir plusieurs valeurs. Ces valeurs sont les « quadrantal periods » de KENNELLY (164). Ces périodes, d'autant plus espacées que l'amortissement du système est plus considérable, enserrent la période correspondant à la résonance. Or, lors de la résonance, l'angle α_2 est nul, c'est-à-dire que l'oscillation forcée est en phase avec l'oscillation excitatrice. Donc, par analogie, nous pouvons supposer ici que la para-résonance est caractérisée aussi par un angle α_2 nul, ce qui entraîne la condition

$$\operatorname{th} \alpha_2 = \frac{B'Q - P}{B'P - Q} = 0$$

$$\text{d'où} \quad \frac{T'}{T} = \pm \sqrt{\frac{B'^2 - 1}{B^2 - 1}} = \pm \sqrt{\frac{K' K - 1}{K K' - 1}}. \quad (41)$$

Nous démontrerons expérimentalement plus loin l'exactitude de cette formule, laquelle définit la para-résonance.

Bien entendu, seule la valeur positive a une signification.

Au lieu des para-périodes T et T' nous allons considérer θ et θ' c'est-à-dire respectivement le « temps utile » et la durée de la phase ascendante de la décharge stimulante.

$$\frac{\theta'}{\theta} = \sqrt{\frac{K'}{K} \frac{K - 1}{K' - 1} \frac{\ln K'}{\ln K}} \quad (42)$$

car nous avons établi (p. 15) que :

$$\theta = \frac{K\tau_1 \ln K}{K - 1}$$

c'est-à-dire

$$\frac{T}{2} \ln K.$$

D'après cette expression, la para-résonance est obtenue avec une décharge de phase ascendante θ' d'autant plus brève que le rapport K' des constantes de temps de celle-ci est plus élevé. Lorsque la décharge stimulante et le schéma de l'excitation sont exprimés par des fonctions de forme identique

($K' = K$), la durée θ' de la phase ascendante de la décharge est précisément égale à la durée θ de la phase ascendante de l'« état d'excitation » provoquée par un courant constant, durée que nous avons identifiée au « temps utile ». C'est d'ailleurs ce que l'on peut observer sur les courbes expérimentales de LAPICQUE (179). La phase ascendante de la décharge de durée optima y est sensiblement égale au « temps utile ».

Indiquons seulement ici, ce que nous préciserons plus loin, que le rapport K des constantes de temps affecte surtout la phase *descendante* de l'« état d'excitation » ou de la décharge de double condensateur. Cette dernière phase est d'autant plus prolongée que K est plus grand.

EXPRESSION DE « L'ÉTAT D'EXCITATION »

LORS DE LA PARA-RÉSONANCE

1° *Allure*

Lors de la para-résonance, c'est-à-dire quand

$$\frac{T'}{T} = \sqrt{\frac{K'}{K} \frac{K - 1}{K' - 1}}$$

l'« état d'excitation » a pour expression

$$V = \frac{2RI}{TT'} \sqrt{\frac{B'^2 - 1}{P^2 - Q^2}} \left[T' e^{-\frac{Bt}{T}} \operatorname{sh} \frac{t}{T} - e^{-\frac{B't}{T'}} \operatorname{sh} \frac{t}{T'} \right]. \quad (43)$$

Il est la différence de deux termes d'allures et de durées inégales ⁽¹⁾. En conséquence, l'« état d'excitation » est de forme *diphase* ; il croît, passe par un maximum, décroît,

(¹) Le premier de ces deux termes est homologue à l'oscillation *libre*, le deuxième est homologue à l'oscillation *forcée* d'un circuit oscillant. Or, l'oscillation forcée est d'autant plus petite par rapport à l'oscillation libre que l'amortissement du circuit générateur est plus considérable. Ici le deuxième terme est d'autant plus petit par rapport au premier que K' est plus grand que K .

s'annule, change de signe, atteint un minimum (ou maximum) négatif, puis tend vers zéro.

Si le schéma de l'excitation et la décharge de double condensateur stimulante sont caractérisés par des fonctions de même allure, $B' = B$, c'est-à-dire $K = K'$, la para-résonance est obtenue quand $T' = T$, ($\theta' = \theta$), l'expression ci-dessus prend une forme indéterminée. Nous sommes dans le cas semblable à celui où l'oscillation excitatrice et le circuit récepteur ont même période et même amortissement. En effet, les termes que l'on peut identifier à des amortissements sont $\frac{B'}{T'}$ et $\frac{B}{T}$. S'ils sont égaux $T = T'$; $B' = B$ et $K' = K$, les deux formes sont les mêmes. A partir de cette analogie, on peut démontrer qu'alors l'« état d'excitation » est proportionnelle à $t e^{-\frac{B}{T} \text{sh} \frac{t}{T}}$. Cette expression présente seulement un maximum d'où monophasité de l'état d'excitation.

De même ce dernier est encore monophasique quand le schéma de l'excitation et la décharge stimulante sont représentés par de mêmes fonctions dont les rapports des constantes de temps tendent vers l'unité ($K' = K \rightarrow 1$, $B' = B \rightarrow \infty$). En ce cas, l'expression l'« état d'excitation » à la para-résonance se rapproche de :

$$t^2 e^{-\frac{Bt}{T}}.$$

2° Amplitude

Dans un circuit oscillant excité par une oscillation amortie, l'intensité maxima lors de la résonance est d'autant plus grande que l'oscillation et le circuit récepteur sont également amortis. En conséquence la résonance est d'autant plus accusée que les amortissements sont plus égaux ⁽¹⁾. Or, l'ampli-

⁽¹⁾ Précisons qu'il s'agit ici de l'intensité maxima. En effet, dans les circuits oscillants, on ne mesure pas d'ordinaire cette intensité maxima mais bien l'intensité efficace telle qu'elle est déduite de l'échauffement du fil d'un bolomètre. Or, cette dernière intensité croît d'autant

tude maxima de l'état d'excitation lors de la para-résonance est d'autant plus grande que $\frac{B'}{T'}$ se rapproche davantage de $\frac{B}{T}$ c'est-à-dire d'autant plus importante que le schéma d'excitation et la décharge stimulante sont caractérisés par des fonctions de forme plus voisine ($K' \rightarrow K$).

CARACTÉRISTIQUES DES COURBES DE PARA-RÉSONANCE

1° *Aplatissement*

On sait que la courbe de résonance d'un système périodique est d'autant plus pointue que le système est moins amorti. De plus, on peut démontrer que la courbe de résonance concernant un circuit oscillant excité par une oscillation amortie est d'autant plus aplatie que la moyenne des amortissements du circuit et de l'oscillation est plus élevée. Dans le cas d'un système apériodique comme celui considéré ici, il doit en être de même. Mais, toutes choses égales d'ailleurs, l'aplatissement doit être bien plus marqué ici que dans n'importe quel système périodique. En effet, le système apériodique, schéma de l'excitation, peut être identifié à un système périodique d'amortissement tellement considérable que la condition d'oscillation n'est plus satisfaite.

Précisons la valeur des amortissements. Ceux-ci sont égaux à $\frac{B'}{T'}$ et à $\frac{B}{T}$. Or, nous avons convenu de prendre pour durées caractéristiques, non pas les para-périodes T et T' , mais les phases ascendantes θ' et θ . D'après les formules établies au début de ce chapitre, nous pouvons écrire
$$\frac{B'}{T'} = \frac{(K' + 1) \ln K'}{2 (K' - 1) \theta'}$$

plus que : 1° le circuit récepteur est moins amorti (c'est-à-dire moins résistant) ; 2° l'oscillation excitatrice a un amortissement plus faible, c'est-à-dire agit durant un plus grand nombre de périodes. En conséquence l'intensité efficace est fonction inverse de la *moyenne* des amortissements et non pas, comme l'intensité maxima, fonction inverse de la *différence* de ceux-ci.

et une expression identique pour $\frac{B}{T}$. Les amortissements ne sont donc pas indépendants de la durée de la phase ascendante θ' car celle-ci y figure en dénominateur. Nous verrons plus loin l'importante conséquence de ce fait.

Si on étudie la formule ci-dessus on voit que pour une durée θ' déterminée, l'amortissement est d'autant plus considérable que K' est plus élevé. Ainsi pour $K' = 2$, $\frac{B'}{T'} = \frac{1,04}{\theta'}$ pour $K = 14$, $\frac{B'}{T'} = \frac{1,52}{\theta'}$. Donc nous devons nous attendre à observer des courbes de para-résonance d'autant plus aplaties que K et K' sont plus élevés.

2° Dissymétrie

KENNELLY (164) en particulier, a insisté sur le fait que les courbes de résonance des systèmes périodiques sont des cloches parfaitement symétriques par rapport à l'ordonnée maxima (résonance) à condition de porter en abscisses non pas les périodes mais les logarithmes des périodes. Or si on trace de cette manière les courbes de para-résonance que nous considérons ici, on remarque qu'elles ne sont nullement symétriques par rapport à l'ordonnée maxima correspondant à la para-résonance. Nous nous sommes demandés, tout d'abord si cette absence de symétrie des courbes de para-résonance ne nous interdisait pas de pousser plus loin l'analogie entre le problème traité ici et les systèmes périodiques (mécanique ou électrique). Heureusement il n'en est rien. En effet, cette différence dans le degré de symétrie des deux catégories de courbes de résonance est due à ce que l'amortissement des oscillations dans les systèmes périodiques (oscillographes) envisagés par KENNELLY est déterminé par les caractéristiques mécaniques du système et est indépendant de la période des oscillations excitatrices. Mais si l'amortissement dépend de la période de celles-ci, on peut démontrer que les courbes de résonance deviennent dissymétriques. C'est ce qu'on observe notamment quand on étudie des circuits oscillants à haute fréquence (Tissot 283 bis,

cité par BOUASSE (26) (p. 187). En effet, dans ces conditions, la résistance *apparente* des conducteurs, qui intervient directement dans l'expression de l'amortissement croît quand la fréquence augmente (effet pelliculaire), donc l'amortissement décroît avec la période. Or, dans le cas qui nous occupe, l'expression que nous avons identifiée à l'amortissement montre que la période y figure en dénominateur. Comme nous avons vu ci-

dessus que l'amortissement $\frac{B'}{T}$ s'exprime par $\frac{(K' + 1) \ln K'}{2 (K' - 1) \theta'}$

nous pouvons dire que l'amortissement varie d'autant plus avec la durée de la phase ascendante θ' de la décharge que K' est plus élevé. En conséquence, nous observerons une courbe de para-résonance d'autant plus dissymétrique que le rapport K' des constantes de temps de la décharge de double condensateur stimulante sera plus élevé.

De plus, on peut démontrer que la courbe de résonance d'un circuit oscillant excité par des oscillations dont l'amortissement est fonction inverse de leur période est elle-même d'autant plus dissymétrique que l'amortissement de ce circuit récepteur est plus élevé. Donc, par analogie, le degré de dissymétrie de nos courbes de para-résonance sera, en outre, d'autant plus marqué que le schéma de l'excitation sera caractérisé par un plus grand rapport K .

VÉRIFICATION DES CONDITIONS PRÉCÉDENTES AU MOYEN DU MODÈLE ÉLECTRIQUE DU SCHÉMA DE L'EXCITATION

Les considérations précédentes peuvent ne pas paraître évidentes. Aussi afin de démontrer leur légitimité, nous sommes-nous adressés au modèle électrique du schéma de l'excitation, sur lequel nous avons étudié l'effet de décharges de double condensateur. Le montage utilisé était le même que celui décrit précédemment (fig. 24), modifié seulement quant au circuit d'excitation.

Nous avons donc « stimulé » avec des décharges de double condensateur d'amplitude et de forme constante ($K' = 6$)

mais de durée variable, un modèle caractérisé successivement par un rapport de ses constantes de temps ($K = 6$) puis K égal à 2 tout en oscillographiant la différence de potentiel aux sommets du pont, laquelle était considérée comme l'image de l'« état d'excitation ».

1° Allure de l'état d'excitation

Les calques d'oscillogrammes (fig. 29 et 30) montrent nettement que l'amplitude maxima de l'« état d'excitation »

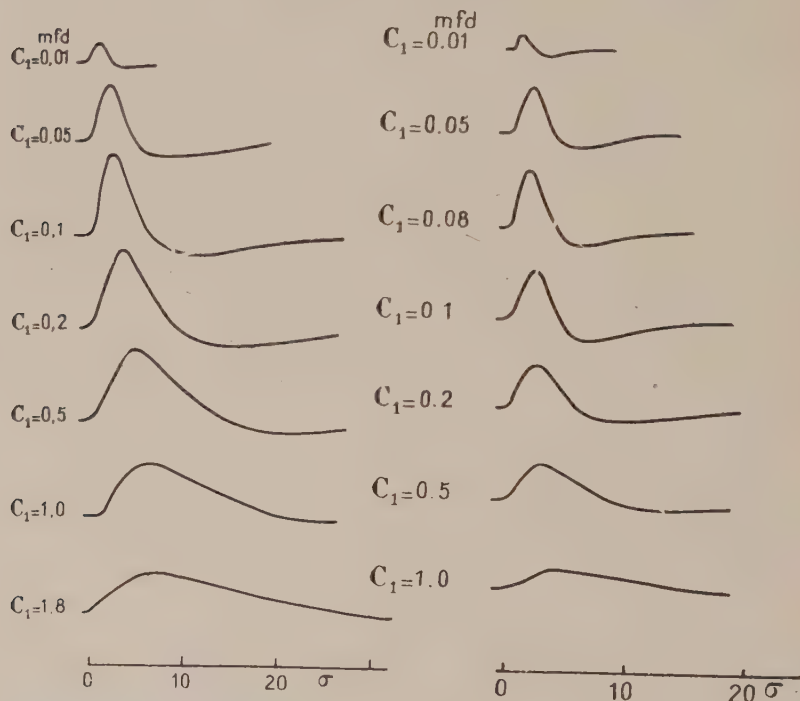


FIG. 29 et 30. — Modèle électrique du schéma de l'excitation. Calques d'oscillogrammes montrant « l'état d'excitation » produit par des décharges de double condensateur d'amplitude et de forme ($K' = 6$) invariables, mais de durées diverses. Ces durées sont proportionnelles aux capacités inscrites en face de chaque tracé. Le modèle, schéma de l'excitation, est caractérisé successivement par un rapport K de ses constantes de temps égal à 6 (fig. 29) et égal à 2 (fig. 30).

est elle-même maxima pour une certaine durée de la décharge de double condensateur stimulante (para-résonance). La diphasicité lors de la para-résonance est d'autant plus accusée que la décharge et le schéma de l'excitation sont caractérisés par des fonctions de forme plus différentes ($K' \neq K$). Aussi elle est marquée lorsque ($K' = 6$, $K = 2$) (fig. 30) bien que dans ce cas le tracé ait été effectué avec une amplification plus faible, et négligeable quand $K' = K = 6$ (fig. 29). Dans ce dernier cas, elle devrait être nulle si l'étalonnage des capacités utilisées avait été rigoureux, ce que nous avons ultérieurement vérifié.

En outre, dans tous les cas la diphasicité est d'autant plus nette que la décharge stimulante est plus brève. Tout ceci vérifie les calculs précédents.

2° Courbes de para-résonance (fig. 31-32)

Nous avons construit celles-ci en inscrivant en ordonnées l'amplitude de l'« état d'excitation » (courbe pleine) et en abscisses le logarithme des durées θ de la phase ascendante des décharges de double condensateur stimulantes $\left(\theta = \frac{K\tau_1 \ln K}{K-1} \right)$ $K =$ rapport des constantes de temps, τ_1 constante de temps la plus petite.

En pointillé nous avons tracé l'inverse de l'« état d'excitation », ce qui, conformément à ce que nous avons posé au cours des chapitres précédents représente une courbe proportionnelle à la courbe des voltages liminaires en fonction de la durée des décharges. Or, ces dernières courbes sont tout à fait semblables dans leur allure aux courbes expérimentales de LAPICQUE (174). Quand la durée augmente, le voltage liminaire décroît rapidement, passe par un minimum (durée optima) et remonte ensuite plus lentement. La position de ce minimum sur les courbes coïncide assez bien avec sa valeur calculée d'après les caractéristiques du schéma et de la double décharge. Le léger écart doit être attribué à l'étalonnage imparfait de certaines capacités.

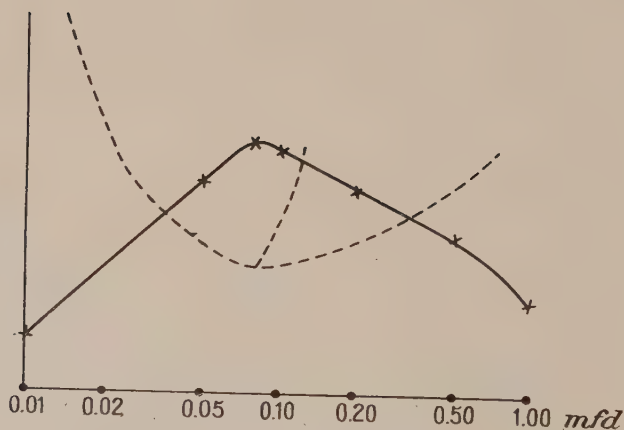
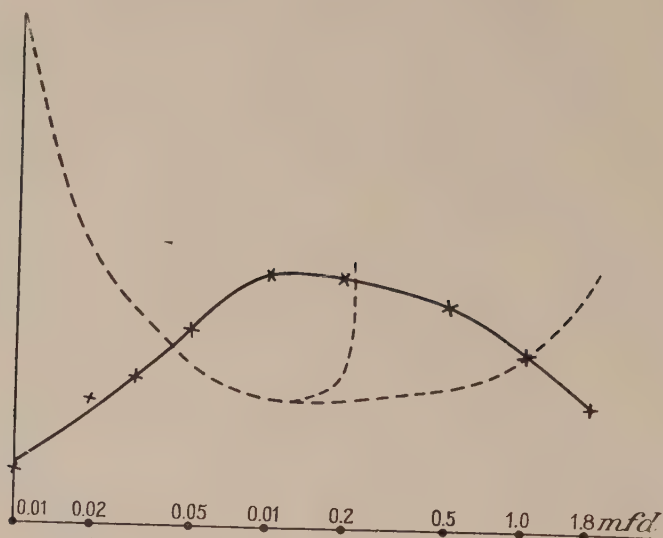


FIG. 31 et 32. — Modèle électrique du schéma de l'excitation. Stimulation par ondes de double condensateur de forme invariable ($K' = 6$), mais de durées diverses. Courbes de para-résonance. En trait plein l'amplitude maxima de l'état d'excitation « en fonction de la durée de la décharge de double condensateur. En pointillé le voltage liminaire (tel qu'il serait donné par l'inverse de la courbe ci-dessus) et le lieu des points médians des cordes horizontales.

	Décharge correspondant à la para-résonance		Durée θ de la phase ascendante du schéma de l'excitation (temps utile)	$\frac{\theta'}{\theta}$	$\frac{\theta'}{\theta}$
	Capacité	Durée θ' de la phase ascendante		(observé)	(calculé)
$K' = K = 6$	$0,1 \times 10^{-6}$	1 ^o ,07	1,07	1	1
$K' = 6, K = 2$	$0,08 \times 10^{-6}$	0 ^o ,86	1,03	0,83	0,9

Conformément à ce que les formules indiquaient, ces courbes sont nettement asymétriques. Afin d'exprimer clairement le degré d'asymétrie, nous avons, à l'instar de TISSOT, déterminé le lieu des points médians des cordes horizontales (en pointillé). Ce lieu, comme dans les expériences de TISSOT, est une courbe dirigée vers les longues périodes et qui s'écarte d'autant plus de la verticale correspondant à la para-résonance que la dissymétrie est plus grande. On voit que la dissymétrie est plus marquée et l'aplatissement plus accusé quand les rapports K et K' sont élevés tous les deux (fig. 31, $K' = 6$, $K = 6$) que lorsqu'ils sont moindres tous deux ou même si un seul d'entre eux a une valeur plus faible (fig. 32, $K' = 6$, $K = 2$) ce que le calcul prévoyait.

Ci-dessous voici en résumé les caractéristiques de l'action des décharges de double condensateur sur le schéma de l'excitation, en fonction des facteurs de formes respectifs K' et K .

1° Conditions de la para-résonance :

Si	$K' > K$	$\theta' < \theta$
Si	$K' = K$	$\theta' = \theta$
Si	$K' < K$	$\theta' > \theta$

2° Allure de l'« état d'excitation » lors de la para-résonance :

$K' \neq K$:	diphase
$K' = K$:	monophasique.

3° Amplitude maxima de l'« état d'excitation » lors de la para-résonance quand $K' = K$;

4° L'aplatissement des courbes de para-résonance croît avec K' et K ;

5° La dissymétrie des courbes de para-résonance croît avec K' et K .

Le parallèle, entre le schéma de l'excitation soumis à l'action de décharges de double condensateur et un circuit oscillant recevant une oscillation amortie, est évidemment suggestif. Cependant était-il légitime d'étendre ce parallèle à la stimulation physiologique par de telles décharges et cela n'était-il point une généralisation outrée ?

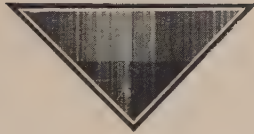
C'est pour répondre à cette question que nous avons été amenés à étudier l'influence de la forme (c'est-à-dire du facteur K') des décharges de double condensateur sur les lois d'excitation physiologiques (voltages, durées) correspondant à de telles décharges.

Il est évident que si les variations du facteur de forme K' des décharges se traduisent sur les lois d'excitation physiologique par les diverses modifications d'amplitude et d'allure énumérées ci-dessus, nous pourrions conclure que notre schéma de l'excitation est une image satisfaisante de la réalité physiologique. De plus, si nous observons qu'une certaine forme des décharges se révèle plus efficace qu'une autre pour l'excitation, c'est-à-dire si un certain facteur K' s'accompagne d'un minimum de voltage nécessaire, nous dirons que nous sommes alors dans le cas où schéma d'excitation et décharge stimulante peuvent être caractérisées par des fonctions identiques ($K' = K$). Ceci nous permettra de préciser le rapport des constantes de temps des deux exponentielles qui représentent au mieux l'« état d'excitation » sous l'effet d'un courant constant, rapport que nous avons, au début de ce travail, arbitrairement supposé égal à 6.

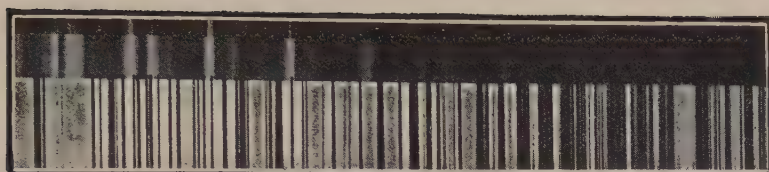
Enfin, comme dans ce dernier cas ($K' = K$) la durée de la phase ascendante θ' de la décharge stimulante de durée opti-

ma doit être égale au « temps utile », nous verrons si ce temps utile ainsi déterminé est du même ordre de grandeur que celui que la chronaxie (expérimentalement mesurée) permettrait de calculer.

En résumé, la stimulation d'un organe par des décharges de double condensateur de forme variable doit nous révéler la forme et la durée de l'« état d'excitation ».







CHAPITRE VII

Etude expérimentale de la stimulation par décharge de double condensateur de forme variable

CIRCUIT D'EXCITATION



N principe, celui-ci est réalisé fort simplement ; il suffit d'utiliser un pont de WHEASTONE (fig. 1) déséquilibré, analogue à celui dont nous nous sommes servis pour représenter l' « état d'excitation » ⁽¹⁾. La forme de la différence de potentiel recueillie aux sommets du pont, lors de l'établissement et de la rupture du

courant, est déterminée par le rapport des constantes de temps. En modifiant ce rapport, il est possible d'obtenir des décharges de n'importe quelle forme. Pratiquement, la réalisation se heurte à plusieurs difficultés que nous allons exposer en détail.

Il ne peut être question de relier directement aux extrémités des résistances du pont les électrodes posées sur le nerf.

⁽¹⁾ Le circuit imaginé par Lopicque (174), bien que très simple, ne se prête guère à l'obtention de décharges de formes variables, car la détermination de celles-ci exige un assez long calcul. En outre il fonctionne lors de la fermeture d'une double clé, ce qui est de nature à donner des irrégularités gênantes surtout dans les recherches oscillographiques. Au contraire, le circuit que nous décrivons ici a l'avantage de fonctionner par simple rupture d'un contact.

Dans ce cas, la résistance du nerf, non négligeable par rapport à ces résistances, modifierait, d'une manière difficile à apprécier, la forme et la durée de l'onde stimulante. Pour éviter cette cause d'erreur, nous avons appliqué ici le principe du shunt selon LAPICQUE (179) : chaque électrode nerveuse est en

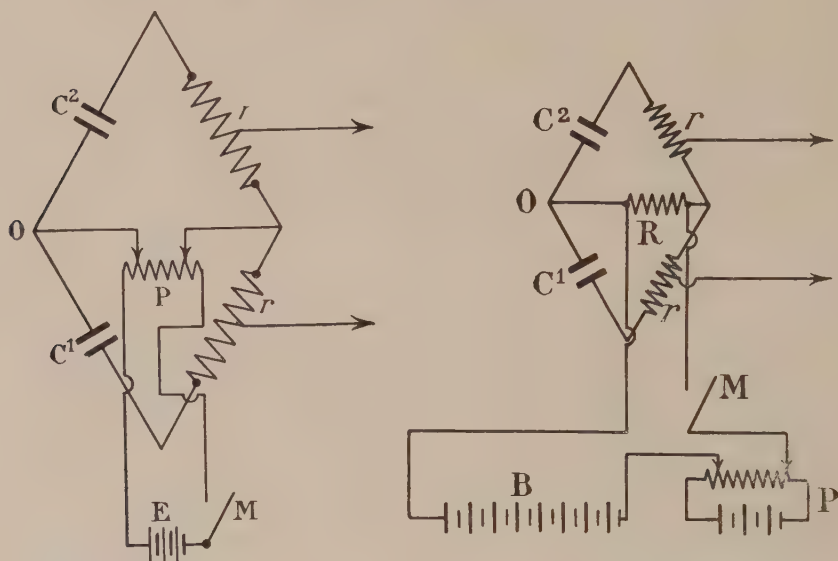


FIG. 33 et 33 bis. — Circuits permettant d'obtenir des décharges de double condensateur de forme variable.

liaison avec un point situé au cinquième de la résistance r formant une des branches du pont.

Sources de courant. — Dans les expériences où le voltage maximum utilisé était faible (fig. 33) un potentiomètre de LAPICQUE était placé en P et alimenté par une pile E par l'intermédiaire de la clé M. La résistance de cet instrument < 50 ohms, pouvant être négligée vis-à-vis des résistances du circuit, ne modifiait pratiquement ni la durée de l'onde, ni sa forme.

Le problème est moins simple lorsque le voltage nécessaire est considérable comme dans le cas où le rapport des constantes de temps du circuit étant voisin de 1, la différence de poten-

tiel aux sommets du pont n'était qu'une petite fraction du voltage appliqué.

En effet, ce dernier voltage devait alors être élevé, ce qui ne pouvait être obtenu avec le montage précédent qu'en faisant circuler dans le potentiomètre P un courant intense. Un tel courant aurait risqué de brûler l'instrument et aurait produit à la clé M, des étincelles nuisibles à la netteté de la rupture. Donc, pour avoir un grand voltage avec un courant faible, il fallait accroître la résistance du potentiomètre. Mais, dans ce cas, comme nous le verrons plus loin, la résistance élevée du potentiomètre modifiait sensiblement la forme et la durée de l'onde. Or, afin que cette modification fût constante et pût être calculée une fois pour toutes, il importait que la résistance du potentiomètre fût invariable. Mais la résistance interne d'un potentiomètre croissant au fur et à mesure que s'élève le voltage entre ses bornes de sortie nous avons utilisé l'artifice suivant (fig. 33bis) :

La source de courant comportait une batterie B de piles sèches à prises multiples en série avec un potentiomètre de LAPICQUE P alimenté par quelques éléments seulement ; ainsi nous pouvions fractionner finement un voltage élevé. Le tout débitait par l'intermédiaire de la clé M sur une résistance R (1000 ω) intercalée dans la diagonale du pont.

La valeur élevée de cette résistance assurait au courant une valeur suffisamment faible pour ne pas donner lieu à des étincelles nuisibles. Nous allons calculer l'ordre de grandeur de la perturbation que cette résistance apportait à l'onde stimulante.

Ecrivons que cette résistance R est un sous-multiple a de la résistance r des bras du pont. Au moment de la rupture de la clé M, les condensateurs se déchargeant, le courant dans ar est la somme des courants de décharge i_1 et i_2 . La différence de potentiel aux bornes de ar est donc : $ar(i_1 + i_2)$.

Nous pouvons donc écrire :

$$V_1 = ri_1 + ar(i_1 + i_2),$$

$$V_2 = ri_2 + ar(i_1 + i_2).$$

Comme d'autre part :

$$i_1 = -C_1 \frac{dV_1}{dt}$$

$$i_2 = -C_2 \frac{dV_2}{dt} = -MC \frac{dV_2}{dt}$$

(M étant le rapport des capacités)

il vient pour la première de ces équations :

$$V_1 = -rC_1 \frac{dV_1}{dt} - arC_1 \left(\frac{dV_1}{dt} + M \frac{dV_2}{dt} \right)$$

laquelle peut être mise sous la forme

$$-M ar C_1 \frac{dV_2}{dt} = V_1 + rC_1 (1 + a) \frac{dV_1}{dt}.$$

De même pour la deuxième

$$-ar C_1 \frac{dV_1}{dt} = V_2 + MrC_1 (1 + a) \frac{dV_2}{dt}.$$

Mais ce qui nous intéresse c'est la différence de potentiel $V = V_1 - V_2$ aux bornes extrêmes des condensateurs dont $1/5$ seulement est appliqué au nerf. Nous pouvons en calculer l'expression au moyen des équations précédentes.

Tous calculs faits, celle-ci s'écrit :

$$\frac{d^2V}{dt^2} + \frac{(a+1)(M+1)}{(2a+1)MrC_1} \frac{dV}{dt} + \frac{V}{(2a+1)Mr^2C_1^2} = 0.$$

Elle se ramène à celle que nous avons établie aux chapitres précédents, quand $a = 0$ (résistance médiane R négligeable).

Son intégrale est de la forme

$$e^{-At} - e^{-Bt}.$$

A et B étant les racines de l'équation caractéristique du 2° degré

$$x^2 + \frac{(a+1)(M+1)x}{(2a+1)MrC_1} + \frac{1}{(2a+1)MrC_1^2} = 0$$

$$B = \frac{1}{\tau_1} \quad A = \frac{1}{K\tau_1}$$

τ_1 et K étant respectivement la constante de temps et le facteur conditionnant la forme de l'onde stimulante.

La résistance médiane R utilisée dans nos essais était très voisine de 1000ω , r étant égal à 10.000ω , donc $a = \frac{1}{10}$ ⁽¹⁾. Or nous avons utilisé des ondes de formes caractérisées par un rapport M des capacités successivement égal à 14, 7, 4, 2. En portant ces valeurs dans l'équation caractéristique, on obtient les différentes valeurs de K et de τ_1 correspondantes

M	τ_1	K
14	1,09	14,2
7	1,09	7,1
4	1,085	4,02
2	1,08	2,05

Donc, pratiquement, la présence d'une résistance médiane égale à $0,1r$ ne change pas la forme de l'onde mais multiplie seulement la constante τ_1 par 1,09 ⁽²⁾.

$$\tau_1 = 1,09 \ r \ C_1$$

⁽¹⁾ Bien entendu toutes les résistances du circuit sont construites de façon à avoir une inductance négligeable.

⁽²⁾ Il n'en est plus de même si la résistance médiane représente une fraction plus élevée de r :

M	τ_1	K	
2	1,14	2,17	$R = 0,2 \ r$
14	1,16	14,5	
2	1,21	2,71	$R = 0,5 \ r$
14	1,31	16,1	
2	1,27	3,74	$R = r$
14	1,47	19,4	

On voit que, au fur et à mesure que R s'élève, τ_1 croît et K devient supérieur à M . Pour une valeur donnée de R , τ_1

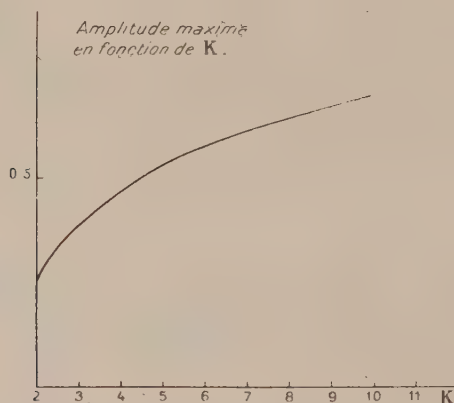
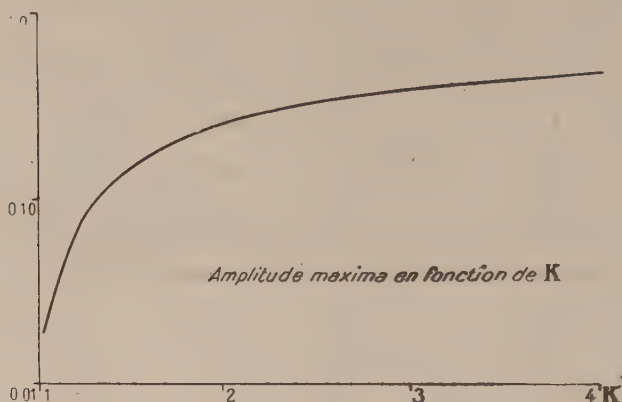


FIG. 34 et 35. — Amplitude maxima des décharges de double condensateur, fournies par le circuit d'excitation, en fonction du rapport K des capacités de ce dernier.

augmente avec M , tandis que K est d'autant plus grand par rapport à M que M est plus petit. En conséquence, pratiquement il faut attribuer à R une valeur inférieure à $0,2r$. Dans ce cas, il suffit de calculer, une fois pour toutes, τ_1 pour une

valeur *quelconque* de M . En effet, d'une part cette constante de temps τ_1 de l'onde a le même coefficient de proportionnalité (par rapport à rC_1), d'autre part, le facteur de forme K de l'onde est sensiblement égal au rapport M des capacités et cela quel que soit le rapport des capacités. Si R était supérieur à $0,2 r$ il faudrait chaque fois que l'on modifierait le rapport des capacités, recalculer les racines de l'équation caractéristique afin de connaître la forme et la durée de l'onde, ce qui serait fastidieux.

Amplitude relative des décharges. — Lorsqu'on modifie le rapport K des capacités, la forme de l'onde change, mais aussi son amplitude. Celle-ci tend vers 0 quand K tend vers 1, c'est-à-dire quand le pont de WHEASTONE devient équilibré. Afin de tenir compte de cette variation d'amplitude, nous avons calculé l'amplitude relative maxima de la décharge de double condensateur en fonction de K (fig. 34-35).

Pour connaître au cours d'une expérience physiologique, l'amplitude maxima relative d'une décharge, nous multiplierons le voltage appliqué au circuit par l'ordonnée de la courbe correspondant au rapport des capacités utilisé.

Durée des décharges. — Nous convenons de considérer comme durée caractéristique la durée de la phase ascendante. Celle-ci a pour expression :

$$\theta = \frac{K \tau_1 \ln K}{K - 1}$$

τ_1 étant la plus petite des deux constantes de temps du circuit.

Elle est donc fonction du rapport K des capacités (fig. 36).

Dans nos expériences, la durée de la phase ascendante de nos décharges était donc le produit de l'ordonnée de cette courbe, correspondant à la valeur K considérée, par la plus petite des deux constantes de temps du circuit. En outre, nous

multiplions ce produit par 1,09 afin de tenir compte de la présence de la valeur élevée de la résistance médiane du circuit.

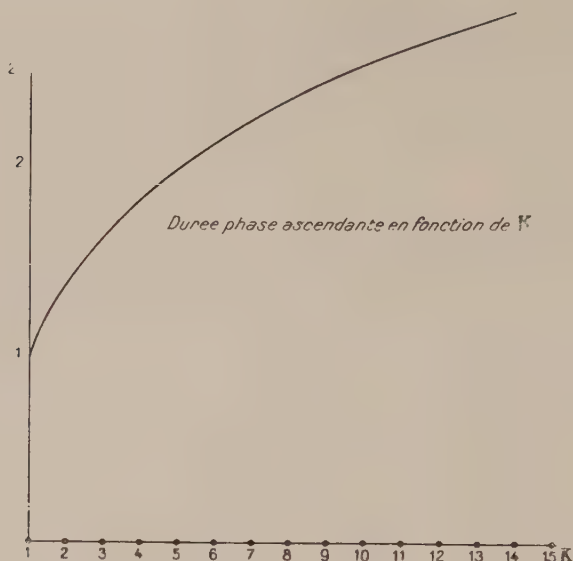


FIG. 36. — Durée de la phase ascendante des décharges de double condensateur, fournies par le circuit d'excitation, en fonction du rapport K des capacités de ce dernier.

MÉTHODE

Comme notre but était la recherche de la *différence* d'allure entre des lois d'excitation obtenues avec des décharges de double-condensateur de forme variable, il nous fallait déterminer chacune de ces lois avec le maximum de précision. Or, lorsqu'on stimule un nerf, la meilleure méthode pour déterminer le seuil de l'excitation consiste à observer le potentiel d'action du nerf, car il n'y a alors aucun phénomène interposé entre celui-ci et l'action stimulante du courant,

comme c'est le cas lorsque la secousse du muscle est prise comme signal de la réponse du nerf qui commande ce dernier.

De plus, la technique d'enregistrement des potentiels d'ac-

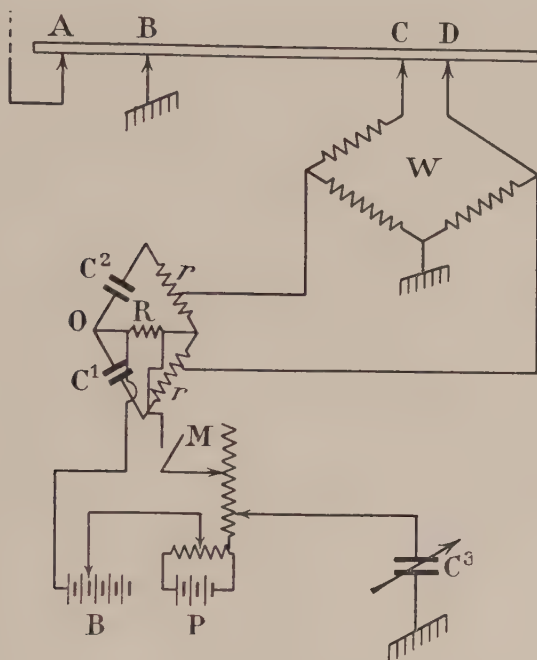


FIG. 37. — Stimulation d'un nerf par décharges de double condensateur de forme variable. Diagramme montrant le circuit d'excitation et le circuit permettant d'éviter la dérivation du courant stimulant entre les électrodes, destinées à recueillir le potentiel d'action.

tion a été portée à un haut degré de perfection notamment par GASSER et ERLANGER (128). Nous avons donc cherché, au moyen de l'oscillographe cathodique décrit par ces auteurs, à observer et à photographier les potentiels d'action nerveux provo-

qués par des décharges de double condensateur, d'amplitude, de durée et de forme variables.

Ces expériences ont été exécutées à Saint-Louis du Missouri, avec le propre appareillage des D^{rs} ERLANGER et GASSER. Nous leur en exprimons ici toute notre gratitude. Nous ne décrirons pas dans son ensemble leur méthode, aujourd'hui classique, et que nous avons d'ailleurs exposée complètement à deux reprises (A.-M. MONNIER) (240-241) ; mais nous en indiquerons seulement les détails particuliers à notre recherche.

L'amplification était suffisante pour donner des enregistrements lisibles de potentiels d'action juste liminaires c'est-à-dire correspondant à un petit nombre de fibres, celles-ci sont alors, selon toute probabilité, de caractéristiques très voisines.

Les nerfs utilisés, sciatiques de Grenouille (*R. pipiens*) étaient placés soit directement sur des fils en argent chloruré soit sur des électrodes Argent, Ag Cl, Kaolin, du type recommandé par LAPICQUE (179) (fig. 37). Deux électrodes A B étaient reliées l'une B au sol, l'autre A à la grille de la première lampe de l'amplificateur commandant l'oscillographe, l'une d'elles (A) reposant sur une région du nerf mortifiée par brûlure, cela afin d'assurer la monophasicité du potentiel d'action. Deux autres électrodes CD, écartées d'environ 1 cm. et placées au moins à 1,5 cm de l'extrémité sectionnée du nerf ⁽¹⁾ étaient reliées au circuit d'excitation.

Un commutateur, tournant à raison de 1 tour en 2 secondes manœuvrait à chaque tour les clés du circuit commandant le déplacement horizontal du spot cathodique. Légèrement décalée de façon à être rompue un peu après le départ du spot se trouvait la clé M. Au moment donc de la rupture de cette clé, les deux condensateurs du circuit d'excitation se déchargeaient selon des vitesses inégales d'où un stimulus de forme

⁽¹⁾ On sait en effet que la chronaxie est apparemment réduite quand les électrodes stimulantes sont trop rapprochées (Cardot et Laugier [47-50]) et altérée quand lesdites électrodes sont trop voisines de la section du nerf.

caractérisée par deux exponentielles. Si ce dernier était efficace, il provoquait un potentiel d'action qui venait se peindre, sur l'écran du tube, avec un certain retard dû, à la fois au « temps perdu » du stimulus utilisé et à la propagation du potentiel d'action le long du segment du nerf compris entre les électrodes stimulantes et réceptrices. L'enregistrement photographique du potentiel d'action est obtenu par simple contact d'un film sensible (film pour Rayons X [GASSER 127]) appliqué contre le fond du tube cathodique.

Un demi-tour après la rupture, la clé M était refermée, d'où charge des condensateurs du circuit d'excitation, le nerf recevait alors une onde identique à la précédente mais de signe inverse ce qui avait l'avantage de neutraliser la polarisation accumulée par le courant stimulant dans le nerf et à la surface des électrodes.

Dès nos premiers essais, nous nous sommes aperçus que lorsque la durée de la décharge stimulante était grande, l'image du potentiel d'action était complètement déformée : une partie du courant appliqué entre les électrodes stimulantes était dérivée entre les électrodes réceptrices. Ceci est le phénomène classique de l'électrotonus physique. Il en résulte que si le stimulus est durable le courant dérivé recueilli par les électrodes réceptrices a encore une valeur notable lorsque celles-ci sont atteintes par le potentiel d'action. On pourrait évidemment obvier à l'empiétement l'un sur l'autre de ces deux phénomènes en utilisant une grande longueur de nerf, ce qui aurait pour effet d'accroître le temps nécessaire à la propagation du potentiel d'action et permettrait un enregistrement séparé de ce dernier et du courant stimulant dérivé. Mais le calcul montre que, dans ce cas, la longueur du nerf devrait être très grande ce qui est rarement réalisable. La solution rationnelle de ce problème a été indiquée par BISHOP (19-14). Le but à atteindre consiste à porter en permanence, au même potentiel, la cathode stimulante et la première électrode réceptrice (reliée au sol). En effet, si ces deux électrodes sont équipotentielles, le segment de nerf qu'elles limitent ne peut être parcouru par

aucun courant dérivé des électrodes stimulantes, et *a fortiori*, un tel courant ne peut atteindre les électrodes réceptrices.

On ne saurait réaliser directement cette équipotentialité en réunissant par un conducteur les deux électrodes considérées ; le remède serait pire que le mal, car cela reviendrait à rapprocher, purement et simplement la paire d'électrodes stimulantes de la paire d'électrodes réceptrices. Mais l'équipotentialité peut être obtenue de façon indirecte en introduisant le segment de nerf compris entre les électrodes excitantes dans un pont de WHEASTONE *W*, dont le sommet opposé à la cathode stimulante est relié au sol. Si le pont est en équilibre, cette dernière électrode est au potentiel du sol, c'est-à-dire au même potentiel que la première électrode réceptrice elle-même en liaison avec le sol. La condition énoncée ci-dessus est donc remplie *quel que soit le courant stimulant*. En effet, les enregistrements des potentiels d'action deviennent parfaitement lisibles car le courant stimulant n'y apparaît que sous une très faible amplitude. A vrai dire, l'élimination totale ne peut être réalisée complètement avec un pont ne contenant que des résistances pures, le nerf ayant une certaine réactance. Pour être parfaite la compensation exige un pont muni également de capacités réglables. Toutefois, nous avons observé qu'un pont ne contenant que des résistances assurait toujours une réduction suffisante de la dérivation parasite, même pour des décharges stimulantes intenses et durables, à condition d'effectuer un réglage soigné.

Au cours d'une recherche analogue [A.-M. et Andrée MONNIER (243)], nous avons pu démontrer que le montage du nerf dans un pont de WHEASTONE était précieux si on cherche à déterminer des chronaxies nerveuses à l'aide de la méthode oscillographique. En effet, l'ensemble des appareils du circuit stimulant présente une capacité notable par rapport au sol, laquelle se décharge dans le nerf lors de la manœuvre de la clé *M*, car le nerf est relié au sol par l'intermédiaire de l'électrode *B*. Tout se passe comme si les condensateurs du circuit d'excitation possédaient une capacité résiduelle. On peut évidemment tenir

compte de cette capacité, et nous avons même imaginé une méthode de mesure pour la déterminer avec précision. Mais il est préférable de l'éliminer virtuellement à l'aide d'un montage en pont.

En outre, vu le grand volume des éléments du circuit d'excitation utilisés dans la présente recherche (batteries, deux boîtes de condensateur, potentiomètre, etc.) ⁽¹⁾. Cette capacité, par rapport au sol était importante et agissait aussi comme collecteur de tous les parasites électriques produits au sein du bâtiment (étincelles de commutation des moteurs, tubes à Rayons X, etc.).

Aussi comme nous utilisions une grande amplification, ces parasites brouillaient tous nos oscillogrammes. Nous avons donc été amenés à coiffer la table supportant le circuit d'excitation d'un grillage métallique relié au sol et formant ainsi cage de Faraday. Mais, de ce fait, la capacité par rapport au sol se trouvait tellement accrue que le pont de WHEASTONE décrit ci-dessus n'en compensait qu'incomplètement les effets: les oscillogrammes accusaient toujours un phénomène parasite, à la vérité fort bref, lors de la manœuvre de la clé M. Nous avons songé alors que cela pouvait être attribué à l'*inégaie distribution* de la capacité par rapport au sol, entre les divers éléments du circuit d'excitation. En effet, le pont de WHEAS-

(¹) Dans nos recherches ultérieures, nous nous sommes efforcés de réduire ces capacités par rapport au sol, toujours gênantes, par deux moyens :

1° Emploi de circuits d'excitation formés d'éléments construits en vue d'offrir le minimum de volume ;

2° Emploi d'un blindage électrostatique de grandes dimensions. Les éléments du circuit d'excitation sont donc situés à distance de ses parois, ce qui réduit les capacités. Actuellement, pareille disposition est réalisée de façon parfaite au Laboratoire de Physiologie Générale de la Sorbonne sous la forme d'une chambre dont toutes les parois sont doublées de feuilles de cuivre soudées. Cette chambre est de dimensions suffisantes pour contenir l'appareillage entier (circuits d'excitation, amplificateur, oscillographe et les diverses sources de courants) tout en permettant à plusieurs opérateurs d'y travailler aisément.

tone W n'est efficace que si la capacité parasite peut être considérée comme concentrée en un point du circuit. Or ceci n'est pas rigoureux, car le circuit présente entre ses différents constituants des résistances élevées. De ce fait, les capacités parasites correspondant à chaque appareil (condensateur, potentiomètre, etc.) ne se déchargent pas dans le nerf selon les mêmes lois du temps, et la compensation par un *seul* organe d'équilibrage (pont) devient impossible surtout si la capacité globale est élevée comme dans le cas considéré.

Nous avons donc imaginé de considérer une autre capacité parasite et de la supposer localisée entre le point commun O des capacités du circuit d'excitation et le sol, là où sa présence semble la plus probable étant donné le volume des boîtes de condensateurs. Pour annuler les effets de cette capacité il suffit de disposer d'une capacité auxiliaire égale et chargée constamment au même potentiel de façon à ce que son courant de décharge dans le nerf soit de sens inverse à celui de la capacité parasite. Dans ce but, le courant venant de la source, avant de se rendre dans la résistance médiane du circuit d'excitation traverse une résistance (réglable de 0 à 1.000 ω) R_3 dont l'extrémité est reliée à une armature d'un condensateur variable C_3 (condensateur à air, capacité totale 10^{-3} mfd) l'autre armature étant au sol. Lorsqu'on ferme la clé M, cette capacité se trouve chargée à un potentiel inverse de celle de la capacité fictive supposée exister en O. Mais, comme lors de l'ouverture du contact M, ces deux capacités se déchargent dans le même circuit (le pont de WHEASTONE et le nerf qui sont reliés au sol) leurs effets s'annulent. L'expérience a justifié ce raisonnement.

Marche d'une expérience. — Sitôt après dissection le nerf était placé sur les électrodes elles-mêmes montées dans une enceinte humide. Avant de commencer l'expérience nous attendions quelques minutes afin d'être certains de la stabilité des caractéristiques du nerf. Ensuite, adoptant des valeurs quelconques pour les capacités du circuit d'excitation, nous stimulions le nerf mais avec un voltage suffisamment réduit de façon

à être franchement sous-liminaire. Nous amenions le pont de WHEASTONE à l'équilibre et nous ajustions la capacité compensatrice C_3 à sa valeur optima de façon que l'oscillographe n'enregistre plus la décharge stimulante.

Puis, nous mesurons la chronaxie des fibres les plus irri-

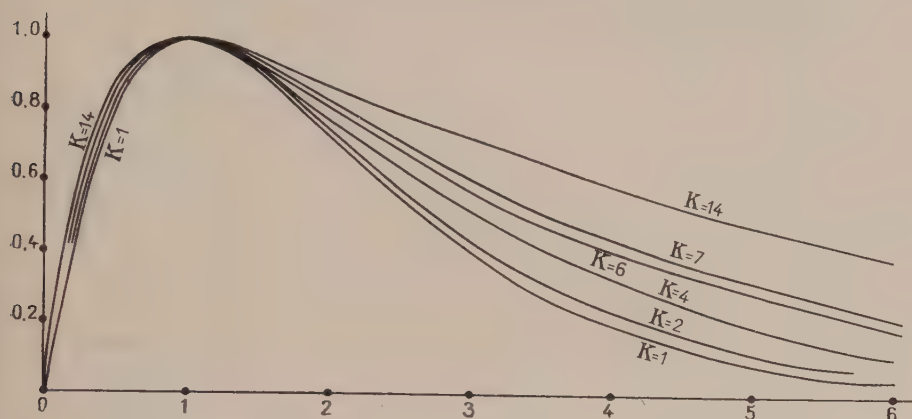


FIG. 38. — Doubles exponentielles de divers facteurs de forme K .

tables, c'est-à-dire celles dont la rhéobase est la plus basse [fibres α d'ERLANGER et GASSER (95)] en observant les potentiels d'action liminaires, c'est-à-dire ceux juste perceptibles. Le circuit d'excitation permet d'effectuer cette mesure sans modification : il suffit de supprimer la plus petite des capacités soit C_1 . On obtient ainsi une décharge exponentielle simple dont la durée dépend uniquement de la capacité. On utilise une grande capacité lors de la détermination de la rhéobase soit 3 *mfd.* et la valeur de la capacité chronaxique permet de calculer la chronaxie selon la formule de LAPICQUE

$$\text{chronaxie} = \frac{3}{8} R C.$$

Nous exécutons alors une série de déterminations de voltages liminaires en utilisant des capacités croissantes, mais toujours dans le même rapport K' . Ensuite nous faisons une autre série de mesures analogues mais cette fois avec un autre rapport K' . Nous prenions soin de mesurer la rhéobase et la

chronaxie, entre les séries de mesures et même plusieurs fois au cours de chaque série.

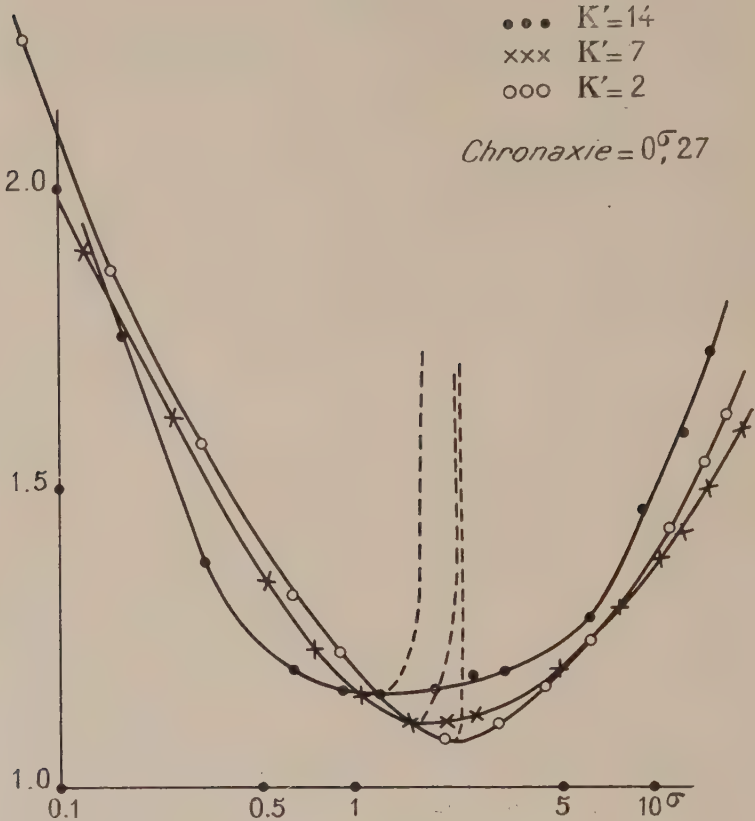


FIG. 39. — Stimulation d'un nerf par décharges de double condensateur de forme variable. Amplitude maxima de la décharge stimulante en fonction de la durée de la phase ascendante de celle-ci. En pointillé le lieu des points médians des cordes horizontales.

Nous avons utilisé des décharges caractérisées par les rapports 2, 4, 7 et 14, lesquels correspondent aux formes d'ondes indiquées figure 38.

Nous allons exposer, en détail, les résultats que nous avons brièvement formulés en 1930 (A.M. MONNIER) (239).

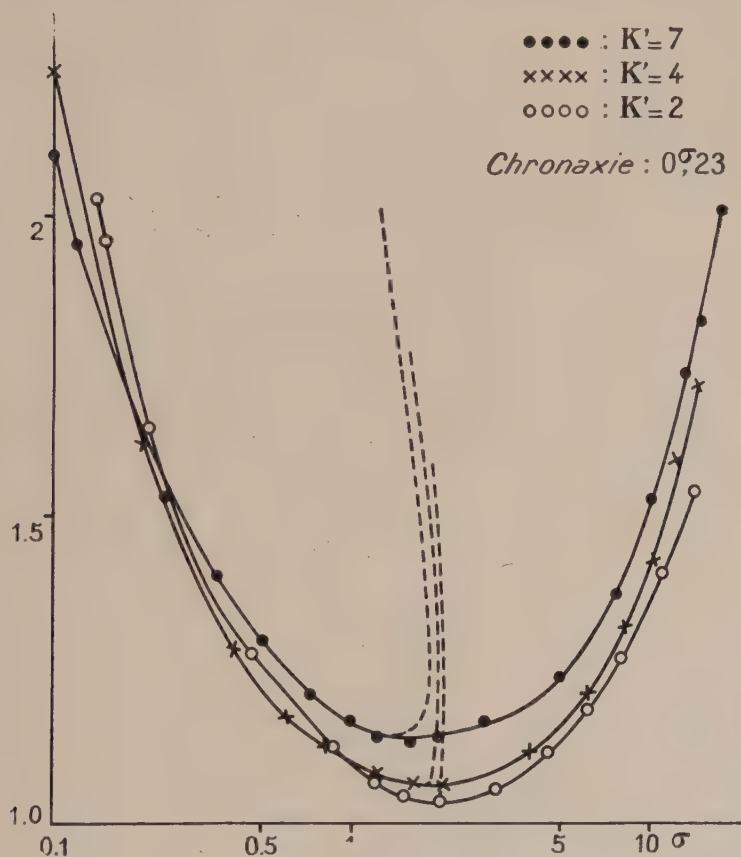


FIG. 40.

1° Allure des lois d'excitation.

Les figures 39-40 illustrent deux expériences.

En abscisses sont portés les logarithmes des durées de la phase ascendante θ' des décharges utilisées. En ordonnées sont indiqués les voltages correspondant aux amplitudes maxima des décharges. L'unité de voltage est le voltage rhéobasique.

Ainsi pour chaque décharge l'amplitude maxima est chiffrée par rapport à la valeur de la rhéobase la plus voisine de chaque détermination.

L'allure générale de ces courbes est celle indiquée par LAPICQUE (174). En outre, leur ressemblance avec celles déduites de notre schéma (fig. 30-31) est frappante : nous y remarquons, en effet, les particularités suivantes :

1° Les courbes sont d'autant plus aplaties que la décharge stimulante est caractérisée par un facteur K' plus élevé ;

2° De même la durée de la phase ascendante de la décharge optima est d'autant plus brève que K' est plus grand ;

3° Les courbes sont asymétriques de la même manière que celles déterminées sur le schéma ainsi que le montre le lieu du point médian des cordes horizontales figuré en pointillé ⁽¹⁾.

L'asymétrie est mesurée en quelque sorte par l'écart plus ou moins grand que fait cette dernière courbe avec la verticale élevée à l'abscisse correspondant à la durée optima ;

4° Enfin, et c'est le point important, la décharge de durée optima est d'amplitude d'autant plus faible que K' est plus petit.

Etant donnée l'analogie remarquable de tous les caractères de ces courbes avec celles obtenues à partir du schéma, nous sommes en droit de dire, conformément aux considérations développées à propos du schéma de l'excitation que, puisque l'amplitude minima correspond à une décharge définie par $K' = 2$ la relation $K = K'$ est presque satisfaisante, K étant le facteur qui caractériserait le schéma de l'excitation assimilable au nerf. Plus exactement, l'état d'excitation engendré dans le nerf par un courant constant et qui peut être dépeint par la

(¹) La construction de ce lieu géométrique est en tous cas précieuse. En effet, comme il est une courbe continue, sa construction permet de rectifier les erreurs expérimentales de la courbe de para-résonance. En outre dans le cas où cette dernière étant aplatie son minimum est incertain, ce lieu géométrique permet de déterminer avec plus de précision l'abscisse de ce minimum, si on le prolonge « au sentiment » jusqu'à son intersection avec la courbe de para-résonance.

différence de deux exponentielles, l'est au mieux quand le rapport entre celles-ci est petit, par exemple égal à 2. Ce résultat est d'ailleurs confirmé par le fait que l'asymétrie des courbes correspondant à la stimulation par des décharges définies par $K' = 2$ est très faible. Or le calcul nous a montré que cela exigeait aussi que K fût petit.

TABLEAU XII

	Facteur de forme K' de la décharge stimulante	Durée de la phase ascendante θ' de la décharge de durée optima Valeur			Rapport θ' chronaxie	Rapport entre l'amplitude maxima de la décharge de durée optima et la rhéobase
		Absolue observée en σ	Relative observée	Relative calculée		
Expé- rience Fig. 39	14	1,25	0,58	0,77	4,6	1,16
	7	1,65	0,77	0,87	6,1	1,11
	2	2,15	1,00	1,00	8,0	1,08
Expé- rience Fig. 40	7	1,35	0,71	0,87	5,9	1,13
	4	1,80	0,95	0,94	7,8	1,06
	2	1,90	1,00	1,00	8,25	1,03

Examinons de plus près les chiffres concernant les deux expériences ci-dessus (tableau XII). Les durées θ' optima augmentent quand K' diminue, conformément à ce que le calcul prévoyait (formule N° 42, p. 102). Cette formule nous permet de calculer les valeurs relatives de θ' en fonction de K' . Celles-ci ne sont pas identiques à celles observées, ce qui n'a rien d'étonnant, vu le peu de précision avec laquelle θ' est mesurable,

mais la variation de ces dernières avec K' est bien du même ordre de grandeur que celle indiquée par le schéma.

En outre, nous voyons que le rapport entre la durée de la phase ascendante de la décharge optima et la chronaxie s'élève quand K' diminue. Ce rapport est d'environ 8 quand $K' = 2$. C'est un argument de plus en faveur du chiffre que nous avons donné pour le facteur de forme K du schéma caractérisant au mieux le nerf ($K = 2$). En effet si, lorsque $K' = 2$ nous avons $K' = K$, le calcul nous montre dans ce cas que θ' est précisément égal à θ « temps utile ». Or le rapport du temps utile à la chronaxie est selon LAPICQUE (179) situé entre 8 et 10.

Dans le tableau XII est indiquée la valeur de l'amplitude maxima (en fonction de la rhéobase) de décharges stimulantes de durée optima. Nous voyons qu'elle est de 1,16 rhéobase quand le facteur de forme K' de la décharge stimulante est égal à 14 et qu'elle est plus faible quand le dit facteur de forme diminue.

Nous avons voulu voir si ces chiffres étaient du même ordre de grandeur que ceux que le schéma permet d'obtenir. Nous avons fait la vérification numérique en supposant $K = 2$ $K' = 14$ et $K = 2$ $K' = 4$. Cette vérification s'effectue au moyen de la formule 43, p. 103. Elle est assez laborieuse car il faut déterminer l'amplitude maxima de la différence des deux fonctions du type $\left(e^{-\frac{Bt}{T}} \operatorname{sh} \frac{t}{T} \right)$ ce qui doit se faire graphiquement. Tous calculs faits, il faut pour atteindre le seuil, dans le premier cas, une amplitude maxima de la décharge égale à 1,10 rhéobase, dans le deuxième, égale seulement à 1,037 rhéobase. Ces nombres sont tout à fait de l'ordre de grandeur de ceux observés. On voit combien les déterminations de seuil doivent être soignées et combien les caractéristiques du circuit d'excitation doivent être connues de façon précise pour mettre en évidence d'aussi petites différences.

En résumé, la décharge de forme optima ($K' = 2$) stimule avec une amplitude très peu supérieure à la rhéobase. Le schéma de l'excitation auquel on attribue également cette forme

($K' = 2$) est celui qui traduit le mieux l'état d'excitation au sein du nerf. Remarquons que d'après la figure 38 cette forme n'est point très différente de celle que nous lui avons arbitrairement attribuée au début de ce travail ($K = 6$). Aussi, en première approximation, il est inutile de refaire avec ce nouveau coefficient tous les calculs correspondants aux divers modes de l'excitation. L'allure des phénomènes et les valeurs numériques n'en seraient que peu modifiées.

Valeur du « temps perdu »

en fonction de la durée de la décharge stimulante

Nous désignons ainsi le temps qui sépare le début du po-

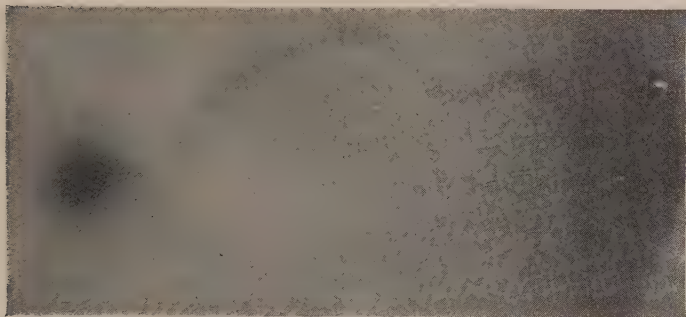


FIG. 41. — Oscillogramme cathodique montrant l'enregistrement simultané d'une décharge de double condensateur de durée optima et d'un potentiel d'action (onde α du sciatique de Grenouille). Le pont de Wheatstone est légèrement déséquilibré dans un sens tel que la décharge donne un tracé de signe inverse à celui du potentiel d'action. Ce dernier débute sensiblement au sommet de la décharge.

tentiel d'action du début de la décharge stimulante. Pour le mettre en évidence il nous suffisait de déséquilibrer très légèrement le pont de WHEATSTONE W dont faisait partie le nerf ; une faible partie du courant était alors dérivée dans les électrodes réceptrices et l'allure de la décharge stimulante était indiquée sur l'écran du tube oscillographique.

Afin que ce dernier phénomène soit plus distinct du potentiel d'action nous déséquilibrons le pont dans le sens voulu pour que la dérivation due au stimulus fût de signe inverse à celui du potentiel d'action. (Voir oscillogramme fig. 41) ⁽¹⁾.

Nous avons observé les faits suivants, que d'ailleurs les calculs effectués à partir du schéma nous avaient fait prévoir :

1° Si la durée de la décharge stimulante est faible le potentiel d'action survient dans la phase descendante de celle-ci ;

2° Si la décharge est de longue durée le potentiel d'action prend naissance dans la phase ascendante ;

3° Enfin si on considère la décharge de durée optimale (para-résonance) le potentiel d'action se produit sensiblement au sommet de celle-ci.

Démonstration de la possibilité de l'excitation sélective

Lorsque les décharges sont de longue durée, le potentiel d'action n'est pas unique, mais composé de deux, trois ondes ou d'avantage, bien séparées. Ceci n'apparaît que pour peu que l'amplitude de la décharge stimulante soit supraliminaire et ne saurait, dans la majorité des cas, être attribué à une réponse de nature tétanique.

En effet, ces diverses ondes sont celles mises en évidence par ERLANGER et GASSER (95) dans les nerfs mixtes et qui se rapportent à des groupes de fibres de caractéristiques différentes.

Donc du fait des différences de ces caractéristiques les ondes correspondantes doivent avoir des « temps perdu » différents pour une même durée de la décharge stimulante. C'est ce que nous avons constaté. De plus ce qui justifie encore la nature non tétanique des ondes que nous avons observées,

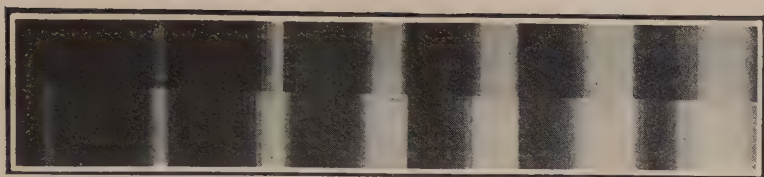
(¹) Bien entendu, le potentiel d'action apparaissait sur l'écran à un instant égal à la somme du « temps perdu » et du temps nécessaire à sa propagation le long du segment de nerf compris entre les électrodes stimulantes et réceptrices. Afin que ce dernier temps fût négligeable, nous réduisions la longueur de ce segment.

c'est qu'il est possible en considérant chacune de celles-ci, de tracer la courbe (amplitude durée) correspondante. Or, ces courbes sont continues, indiquant par là qu'elles correspondent bien à des structures définies, et, en outre, elles se coupent parfois ce qui montre la possibilité d'exciter sélectivement avec des décharges de durées appropriées, les groupes de fibres composant un nerf mixte. Encore faut-il pour cela que les caractéristiques des divers groupes de fibres soient suffisamment séparés. C'est ainsi que nous n'avons pu que deux fois réussir de façon certaine à exciter l'onde β sans l'onde α car ces deux ondes sont de caractéristiques chronologiques très voisines. Mais il est par contre facile, comme l'a récemment montré WYSS (297) d'exciter les fibres sympathiques des nerfs mixtes qui se traduisent par les ondes B et C d'ERLANGER et GASSER (94), sans exciter les fibres motrices et sensorielles des groupes α , β et γ . Or, les caractéristiques de ces deux catégories de fibres sont très différentes (BISHOP et HEINBECKER, 20). En outre, la condition nécessaire est que les chronaxies soient plus différentes entre elles que les rhéobases, ce que justement ont remarqué BISHOP et HEINBECKER dans ce dernier cas, afin qu'une portion de courbe d'excitation de l'objet de grande chronaxie passe *en-dessous* de la courbe correspondant à l'organe à chronaxie brève, condition sur laquelle LAPICQUE (179) a insisté.

Nous pouvons conclure que la stimulation d'un nerf par décharges de double-condensateur peut être illustrée de façon remarquable par notre schéma de l'excitation. Son accord avec l'expérience légitime la généralisation suggestive que nous avons formulée à son sujet.

Mais comme les ondes de double condensateur ont été imaginées par LAPICQUE (174) pour fournir des stimuli de forme analogue à celle du potentiel d'action, nous nous sommes proposés de définir expérimentalement l'onde de double condensateur qui, par sa durée et par sa forme, traduit le mieux ce dernier.





CHAPITRE VIII

Etude expérimentale de la forme du potentiel d'action et de sa durée en fonction de la chronaxie



APICQUE (173-176), utilisant d'une part les résultats expérimentaux de CARLSON (52) concernant la vitesse de propagation dans les nerfs et d'autre part ses propres mesures de chronaxies, a établi qu'il existe une relation proportionnelle inverse entre la chronaxie et la vitesse.

Ultérieurement LILLIE (221) rassemblant les chiffres dus à de nombreux auteurs a indiqué que la forme du potentiel d'action nerveux, caractérisé par le rapport entre la durée de sa phase ascendante et sa durée totale, était constante quelles que soient les durées. En outre, conformément à ce qu'avait prévu LAPICQUE (173), il a montré que les durées caractéristiques du potentiel d'action étaient en raison inverse de la vitesse de propagation. D'où LAPICQUE (179) a conclu que les durées, elles aussi, étaient en relation étroite avec la chronaxie, et a attribué à la phase ascendante du potentiel d'action une durée égale à trois chronaxies. Mais ce chiffre n'était évidemment que provisoire, car, outre qu'il résultait d'expériences éparses dues à des auteurs différents, les techniques oscillographiques utilisées pour l'inscription du potentiel d'action (électromètre capillaire, galvanomètre à corde) étaient imparfaites surtout lors de l'enregistrement des potentiels d'action très

brefs des nerfs rapides. En effet, dès les premiers résultats d'ERLANGER et GASSER (95-128), obtenus au moyen de l'oscillographe cathodique, méthode qui assure des enregistrements d'une fidélité rigoureuse, il est apparu que la durée de la phase ascendante du potentiel d'action était sûrement inférieure à 3 chronaxies.

Il nous a donc semblé important de reprendre l'étude du problème en enregistrant les potentiels d'action de fibres nerveuses tout en mesurant les chronaxies de ces dernières.

Au cours de divers travaux, nous avons étudié des nerfs isolés, très différents : nerfs d'Arthropodes, de Poissons, de Batraciens, de Reptiles et de Mammifères. Nous en avons enregistré les potentiels d'action au moyen d'un oscillographe cathodique identique dans son principe à celui de GASSER et d'ERLANGER (128). La mesure des chronaxies a été effectuée par décharges de condensateur. Nous avons utilisé une grande amplification de façon à obtenir lisiblement des tracés correspondants à des potentiels d'action dus à quelques fibres seulement. En effet, dans ce cas il est fort probable que toutes les fibres étudiées ont des caractéristiques fort voisines, ce qui est la condition pour obtenir des potentiels d'action de forme caractéristique.

Dans le tableau XIII est résumé l'ensemble de nos mesures prises au cours de nos différents travaux (MONNIER et Andrée MONNIER-DUMONT (243), MONNIER et DUBUISSON (244-245), MONNIER et JASPER (246-160) et MONNIER, inédits). Parmi l'ensemble de nos données expérimentales, nous n'avons retenu que les oscillogrammes permettant, tant par leur clarté que par leur monophasicité, une détermination correcte des durées caractéristiques. En outre, dans le lot constitué par ces derniers nous n'avons considéré que ceux où la chronaxie était sensiblement de même valeur avant et après l'enregistrement. Nous avons calculé les rapports

durée de la phase ascendante	et	durée totale
chronaxie		durée de la phase ascendante

Comme nous remarquons parmi un groupe de nerfs d'animaux

identiques des variations de ces rapports qui ne sont pas supérieures à celles observées d'une espèce animale à une autre, nous pouvons dire qu'en première approximation ces rapports semblent indépendants du nerf et de l'espèce animale étudiée. Nous sommes donc en droit d'attribuer à ce rapport les valeurs moyennes calculées d'après l'ensemble des mesures inscrites dans le tableau bien que celles-ci correspondent à des nerfs d'espèces animales différentes. Toutefois vu le nombre relativement peu élevé des mesures il nous semble qu'une valeur plus probable de ces rapports est donnée par la valeur médiane, c'est-à-dire celle qui est encadrée par 50 % de chiffres supérieurs et 50 % de chiffres inférieurs.

TABLEAU XIII

	N° du sujet	Chronaxie en %	Durée phase ascendante	Durée totale
			chronaxie	durée phase ascendante
<i>Limulus polyphemus</i>				
cordon cardiaque	2	1,17	2,1	2,8
»	7	1,5	1,3	2,55
<i>Limulus polyphemus</i>				
nerf 5 ^e paire	1	1,2	1,27	3,6
appendice				
onde rapide	»	3,75	1,2	3,1
onde lente				
<i>Calinectes</i>				
<i>sapidus</i>	1	0,6	1,95	
nerf de la pince				
onde rapide	»	2,1	1,57	2,7
onde lente	3	0,8	1,7	2,1
onde rapide	»	2,2	1,8	3,5
onde lente				
<i>Carcinus Mœnas</i>				
nerf de la pince	1	0,41	3,2	2,9
onde rapide				
onde rapide	4	0,82	3,5	3,4
<i>Homarus</i>				
<i>Americanus</i>				
nerf de la pince	1	0,4	1,65	2,5
onde rapide				
onde rapide	2	0,35	1,7	2,3
onde lente	»	1,7	1,5	2,85

	N° du sujet	Chro- naxie en α	Durée phase ascendante chronaxie	Durée totale	
				durée phase ascendante	
<i>Mustelus Canis</i>					
nerf de la	2	0,15	5,5	2,25	Température 22-23°
ligne latérale					
onde α	6	0,155	4,2	2,2	
onde α	9	0,15	3,3	2,3	
onde α	10	0,21	2,7	2,9	
onde α	»	0,39	2,6	2,6	13°
<i>Bufo vulgaris</i>					
sciatique	2	0,35	1,82	2,74	
onde α					
»	3	0,5	1,44	2,92	
»	4	0,39	1,26	2,86	
»	5	0,46	1,58	3,02	
»	6	0,35	1,95	2,8	
<i>Rana Esculenta</i>					
sciatique	1	0,25	1,80	2,67	
onde α					
»	2	0,29	1,58	2,83	
»	3	0,28	1,82	2,75	
»	4	0,28	2,43	2,57	
»	5	0,27	2,52	2,57	
<i>Emys Lutraria</i>					
nerf brachial	2	0,49	2,9	2,7	
onde α	3	0,49	2,2	2,75	
<i>Emys Lutraria</i>					
sciatique	5	0,62	2,1	2,9	
onde α	6	0,41	2,5	3,1	
<i>Chien</i>					
Poplité externe	1	0,29	1,45	3,0	
onde α	2	0,18	1,72	2,7	
	»	0,20	1,95	2,6	
Moyennes			2,04	2,66	
Médianes			1,9	2,8	

En résumé, nos mesures indiquent que la durée de la phase ascendante est d'environ 1,9 chronaxie, tandis que la

durée totale est égale à 2,8 fois la durée de la phase ascendante soit 5,3 chronaxies.

Maintenant la question se pose : pouvons-nous représenter le potentiel d'action par une double exponentielle ? En effet, si cette courbe simple donnait de ce potentiel une image suffisamment fidèle cela nous permettrait d'appliquer tels quels au potentiel d'action tous les calculs relatifs à la stimulation par décharges de double condensateur.

Remarquons tout de suite que le potentiel d'action n'a pas une origine soudaine à la façon d'une double exponentielle, il existe toujours une courbe de raccordement initiale qui a pour effet d'allonger la phase ascendante. En admettant que le front du potentiel d'action vrai soit raide, on peut expliquer cette petite courbe de raccordement de la façon suivante : ce qu'en réalité on enregistre n'est pas la variation de potentiel vraie à la surface du nerf mais bien une chute de tension variable suivant que des portions plus ou moins équipotentiellles des circuits locaux en mouvement s'insèrent dans le segment du nerf placé entre les électrodes réceptrices. Or, le potentiel d'action vrai est en quelque sorte précédé d'une « chevelure » peu dense de courants locaux lesquels sont recueillis par les électrodes avant que le potentiel d'action lui-même n'atteigne ces dernières ⁽¹⁾. Mais on voit que l'effet excitant de cette courbe de raccordement est peu important vis-à-vis de celui de l'ensemble de la phase ascendante et nous pourrions en première approximation la négliger.

Ainsi sur la figure 42 se trouvent dessinés en trait plein un potentiel d'action d'allure tout à fait caractéristique (onde α du sciatique de Crapaud) et en pointillé, une double exponentielle dont les constantes de temps sont dans le rapport $K' = 2$.

(1) On pourrait citer comme analogie de ce phénomène, la série des bourrelets liquides qui se forment à une certaine distance en avant de l'étrave d'un navire en marche et qui sont d'autant plus accusés que l'étrave est moins fine, c'est-à-dire d'autant plus marqués que le « front » du phénomène en mouvement est plus raide.

Si nous négligeons la phase de début du potentiel d'action, l'accord entre les deux courbes peut être considéré comme assez satisfaisant, ce que nous avons signalé antérieurement [A.-M. MONNIER (239)]. Toutefois le potentiel d'action décroît plus rapidement que la double exponentielle caractérisée par

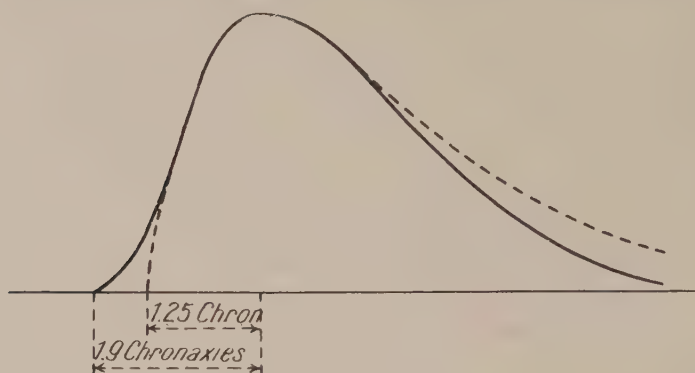


FIG. 42. — Comparaison d'un potentiel d'action nerveux (onde α du sciatique de Crapaud) et d'une double exponentielle dont le facteur de forme est égal à 2 (en pointillé).

$K' = 2$. Ce désaccord, entre les phases descendantes du potentiel d'action et de la double exponentielle, s'accroît quand le rapport K' des constantes de temps des exponentielles s'élève. Donc le potentiel d'action peut être illustré par une double exponentielle d'autant mieux que ce facteur de forme K' de celle-ci est plus petit ; de même que l'« état d'excitation » peut être caractérisé par une fonction analogue avec une approximation d'autant plus satisfaisante que son facteur de forme K est plus faible. En conséquence la même fonction peut représenter l'état d'excitation et le potentiel d'action.

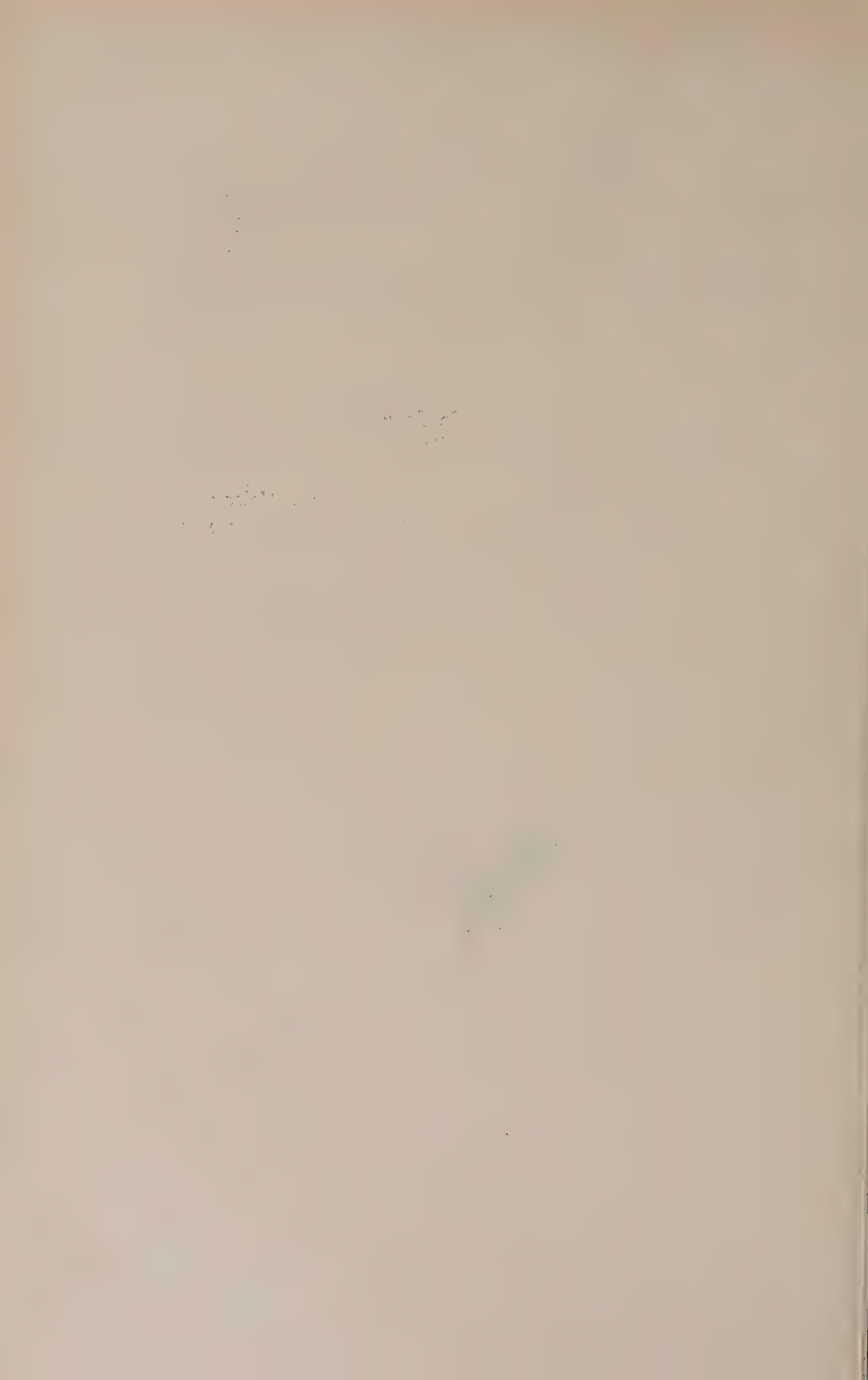
Mais le fait que la double exponentielle, dans sa phase descendante, passe toujours au-dessus du potentiel d'action, ne constitue pas essentiellement un désaccord. En effet GASSER et ERLANGER (131), GASSER et GRAHAM (132) ont montré que le potentiel d'action a en réalité une phase descendante extrême-

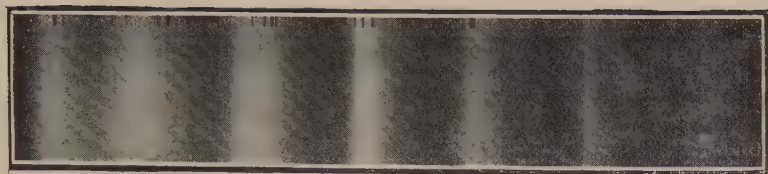
ment prolongée (« after-potential »), d'amplitude toutefois tellement réduite qu'elle serait peu visible sur la figure 42 étant donnée l'échelle suivant laquelle y est dessiné le potentiel d'action. La propriété, que possède la double exponentielle, de descendre moins rapidement que le potentiel d'action, lui permet de tenir compte, dans une certaine mesure, de ce potentiel retardé.

Ainsi nous pourrions donc représenter un potentiel d'action par une double exponentielle de phase ascendante θ un peu inférieure à celle du potentiel d'action, $\theta < 1,9$ chronaxie = 1,25 chronaxie (fig. 42).

En résumé cette double exponentielle, se caractérisant par un rapport K' de ses constantes égal à 2, est de même allure que celle traduisant l'« état d'excitation ». Donc potentiel d'action et « état d'excitation » sont, en général, en première approximation, deux phénomènes de forme semblable, mais, comme nous allons le voir, de *durées inégales*.







CHAPITRE IX

Relation entre la durée du potentiel d'action et la durée de l'état d'excitation. — Conséquence : Théorie de la conduction irréciproque



A durée de la phase ascendante de l' « état d'excitation » est égale par définition au « temps utile ». Or, ce temps utile expérimental est proportionnel à la chronaxie (8 à 10 fois selon LAPICQUE (179)). Donc, d'après les résultats expérimentaux précédents la phase ascendante de l' « état d'excitation » est au moins quintuple de celle du potentiel d'action ⁽¹⁾. Autrement dit, l' « état d'excitation » d'un nerf, et le potentiel d'action de ce dernier, bien que pouvant être représentés par des fonctions analogues, ne sont pas des phénomènes isochrones, l'un étant au moins cinq fois plus durable que l'autre (fig. 43). Ce fait, qui nous paraît bien établi, entraîne des conséquences curieuses et permet notamment d'expliquer les phénomènes de conduction irréciproque.

⁽¹⁾ D'après le schéma, la phase ascendante de l' « état d'excitation », devant être d'environ 5 chronaxies ne serait que deux fois et demie celle du potentiel d'action. Cette différence avec le chiffre ci-dessus ne change d'ailleurs en rien les raisonnements qui vont suivre et doit être attribué à l'écart observé dans la région des temps courts, entre la loi d'excitation

THÉORIE DE LA CONDUCTION IRRÉCIPROQUE

On sait que sur les nerfs le potentiel d'action se propage identiquement à droite et à gauche du point excité. Les nerfs conduisent donc l'influx dans les deux sens. Or, il n'en est pas de même dans les centres. En effet, la stimulation du bout spinal d'une racine motrice de la moelle ne provoque aucune sensation (MAGENDIE) ni aucun phénomène électrique dans la

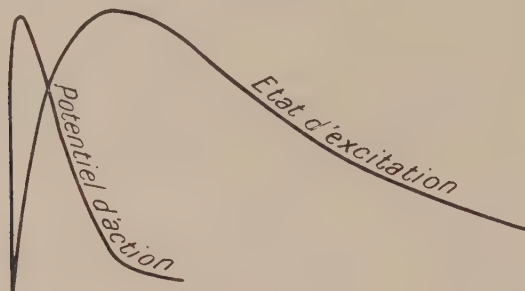


FIG. 43. — Durées respectives de l'« état d'excitation » (provoqué par un courant constant) et du potentiel d'action.

moelle [GOTCH et HORSLEY (142)]: De même VESZI (290) a montré que la stimulation continue d'un nerf moteur ne provoque aucune fatigue des centres réflexes. On est donc conduit à admettre que certaines synapses, c'est-à-dire les intervalles entre certains neurônes, jouissent de la conduction unidirectionnelle. RAMON Y CAJAL a nommé *polarisation dynamique* cette propriété des neurônes. Plusieurs hypothèses explicatives de celle-ci ont été proposées: BAYLISS (10) (p. 475) a supposé qu'elle reposait sur une disposition semblable à celle offerte par une membrane perméable à un seul ion. Une telle membrane ne peut conduire le courant électrique que dans un sens. LAPICQUE (181) a suggéré que la conduction irréciproque dépendrait soit d'une structure géométrique particulière, soit de phénomènes analo-

expérimentale et celle déduite du schéma. écart que nous avons signalé au début de ce travail.

gues à ceux présentés par les contacts imparfaits lesquels montrent une conduction préférentielle du courant électrique (contacts détecteurs).

LILLIE (220) puis FORBES (111) ont supposé que l'excitation

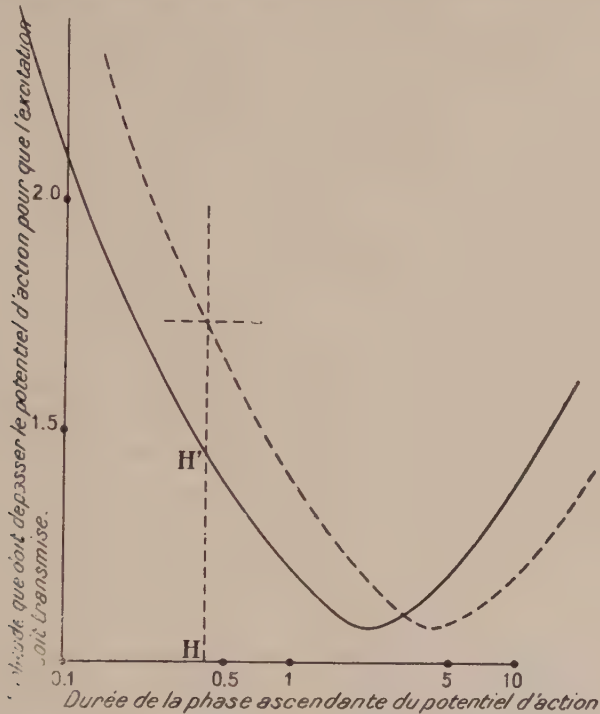


FIG. 44. — Condition du passage de l'excitation entre deux neurones contigus. Amplitude que doit dépasser le potentiel d'action de l'un, en fonction de la durée de sa phase ascendante, pour que l'excitation soit transmise à l'autre.

se transmettait plus facilement d'un neurone à grande chronaxie à un neurone à petite chronaxie que vice versa, mais ils n'ont fourni aucune justification expérimentale, ou même théorique, de cette hypothèse ⁽¹⁾. Celle-ci, au contraire, est con-

(¹) C'est, sans doute, l'absence jusqu'à ce jour de justifications supportant cette hypothèse, qui a incité récemment Forbes (114), à

firmée à la fois par les conclusions déduites de notre schéma de l'excitation et par les résultats expérimentaux que nous venons d'exposer.

Essayons de représenter l'état d'excitation dans un neurône A en fonction de la durée des influx qui lui sont transmis par un neurône B contigu. Pour cela, d'après la figure 39, reproduisons la courbe d'excitation d'un nerf par des décharges de double condensateur dont la forme, caractérisée par un facteur $K' = 2$, est assez voisine de celle du potentiel d'action, comme nous l'avons établi. Le minimum de cette courbe, figure 44, correspond, nous l'avons vu, à une décharge (ou à un potentiel d'action) dont la phase ascendante est égale au temps utile de A. Or, si le neurône B a même chronaxie que A, la durée de la phase ascendante de son potentiel d'action est inférieure à 2 chronaxies, c'est-à-dire, en conséquence de ce que nous avons démontré, inférieure au cinquième du temps utile de A. L'examen de la courbe d'excitation nous révèle que pour que le neurône A soit excité (c'est-à-dire pour qu'il y ait transmission de l'excitation de B en A) il faut que le potentiel d'action de B induise dans le neurône A un courant dont l'amplitude maxima soit supérieure à l'intensité liminaire HH' correspondant à la durée du potentiel d'action de B.

Imaginons que les deux neurônes A et B, de même chronaxie, ont des structures semblables, et donnent des potentiels d'action identiques. Autrement dit, supposons que les deux neurônes sont, à tous points de vue, symétriques par rapport à un plan médian. Donc l'état d'excitation produit au sein de B en fonction des influx issus de A sera exactement le même que celui produit dans A par les influx de B. Si la durée de l'influx de A varie, l'état d'excitation dans B variera suivant une loi exactement superposable à celle de la figure 44. De plus, si

abandonner celle-ci. Selon cet auteur, l'explication de la conduction irréciproque devrait être cherchée dans une différence des seuils (ou rhéobases) des neurônes adjacents. Cette dernière hypothèse paraît d'ailleurs justifiée dans certains cas (voir ch. XIV, p. 258).

comme précédemment le potentiel d'action de A dépasse l'amplitude HH' , le neurône B sera excité. En conséquence, entre deux neurônes en tous points identiques le sens de conduction de l'excitation est indifférent.

Mais qu'arrive-t-il si la chronaxie de A devient plus grande que celle de B ? Comme la courbe d'excitation de A (fig. 44) est tracée en coordonnées semi-logarithmiques, elle est alors déplacée telle quelle vers la droite (courbe pointillée). La chronaxie de B étant supposée invariable son potentiel d'action garde la même durée et occupe toujours la même abscisse sur la figure 44. On voit immédiatement qu'une augmentation suffisante de la chronaxie de A se traduit par un déplacement de la courbe d'excitation vers la droite, tel que l'ordonnée de cette courbe à l'abscisse H correspondant à la durée du potentiel d'action de B est supérieure à l'amplitude de ce dernier. Dans ce cas, le potentiel d'action de B est donc infraliminaire, l'excitation n'est pas transmise de B en A, il y a blocage ou, selon l'expression de LAPICQUE (181), disjonction. Mais nous allons voir qu'il peut ne pas y avoir disjonction dans le sens AB. En effet, considérons la courbe d'excitation du neurône B : si la chronaxie de A est accrue, la durée de son potentiel d'action fait de même et vient occuper sur la courbe d'excitation de B une abscisse supérieure au cinquième du temps utile de B. Ce faisant, la durée du potentiel d'action de A se rapproche du temps utile de B, c'est-à-dire tend vers la durée optima. En conséquence le potentiel d'action de A sera plus efficace vis-à-vis de B. Il y aura donc du fait de l'accroissement de la chronaxie de A non pas disjonction comme dans le sens BA mais, au contraire, transmission meilleure de A vers B. Pour qu'il y ait aussi disjonction dans le sens A B il faudrait que le potentiel d'action de A soit de durée notablement supérieure au temps utile de B de façon à venir occuper un point situé sur l'autre branche de la courbe d'excitation. Cela correspondrait à une chronaxie de A très grande par rapport à celle de B.

Traduisons numériquement ces considérations, ce que per-

met la figure 44. Admettons que la chronaxie de A devient m fois celle de B ; l'abscisse correspondant au potentiel d'action de B ne change pas, mais toute la courbe d'excitation de A

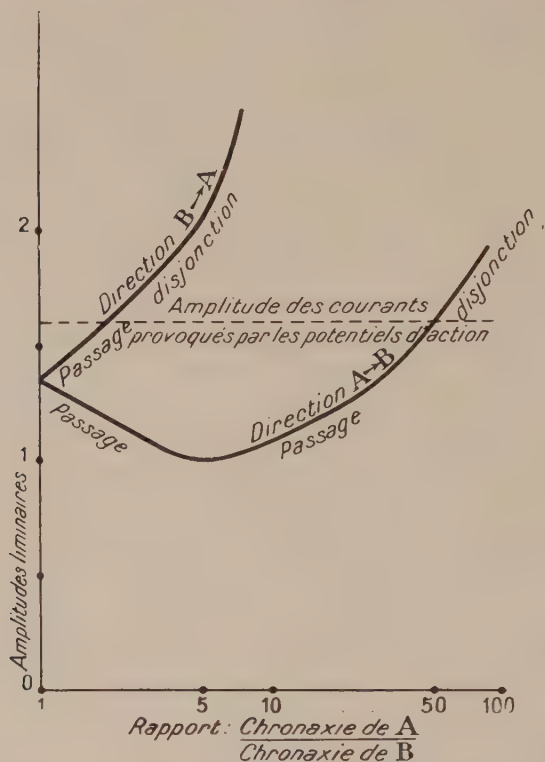


FIG. 45. — Conditions du passage de l'excitation entre deux neurones contigus, suivant le rapport de leurs chronaxies respectives et selon la direction.

subit une translation proportionnelle à m dans le sens des durées croissantes. En conséquence l'intensité liminaire se relève. Donnons à m diverses valeurs et notons les amplitudes que devrait atteindre le courant, provoqué dans A par le potentiel d'action de B, pour exciter A. On voit que, au fur et à

mesure que m croît, ce courant doit s'élever beaucoup ou sinon la disjonction se produit entre B et A (fig. 45).

Envisageons maintenant ce qui se passe dans le sens inverse A B quand m augmente : l'amplitude liminaire nécessaire dans le neurône B commence par diminuer, passe par un minimum quand $m = 5$ (c'est alors que la transmission est la plus facile dans le sens A B) puis se relève, il finit par y avoir disjonction quand la durée du potentiel d'action de A est notablement supérieure au temps utile de B.

Supposons avec LAPICQUE (176) que l'amplitude du courant provoqué dans le neurône A par le potentiel d'action de B soit supraliminaire quand ces deux neurônes ont même chronaxie. Plus ce dernier dépassera le seuil, plus grand pourra être le rapport m avant que la disjonction dans le sens B A ne s'observe.

LAPICQUE (179) a indiqué qu'en général la disjonction était obtenue pour $m = 2$. Cela fixe l'amplitude du courant produit dans A par B (horizontale pointillée de la fig. 45). On voit que si la disjonction est alors obtenue dans le sens B A la transmission est au contraire facile dans le sens A B, car le courant produit dans B par le potentiel d'action de A est supraliminaire.

La disjonction n'est obtenue dans les deux sens que lorsque l'amplitude du courant provoqué par les potentiels d'action est dans les deux cas infraliminaire c'est-à-dire quand $m = 5,3$ ⁽¹⁾.

Ainsi tout agent qui *augmente* la chronaxie d'un organe commandé par un nerf, sans modifier celui-ci, doit provoquer la disjonction. Mais tout agent qui *réduit* exclusivement la chronaxie de l'organe terminal sans toucher à celle du nerf ne devrait pas, en général, produire de disjonction. Cette affirma-

(¹) Le rapport entre les valeurs m_1 et m_2 de m qui entraînent la disjonction dans un sens et dans les deux, est conditionné par le rapport entre la durée du potentiel d'action d'un neurone et son « état d'excitation ». Par exemple, si nous avons trouvé pour ce rapport une valeur inférieure à 5, soit 2 et si dans le sens BA la disjonction était obtenue comme ci-dessus pour $m = 2$, elle se produirait dans les deux sens pour $m = 9,1$ seulement.

tion s'oppose, en apparence, à certains résultats de LAPICQUE. Mais nous verrons, au contraire, qu'elle permet de faire rentrer dans la théorie chronologique de LAPICQUE, certains faits d'importance capitale, dont celle-ci ne pouvait rendre compte d'après la simple comparaison des chronaxies ; à savoir, la conduction dans la branche motrice de l'arc réflexe et la conduction intracardiaque.

Bien entendu, tous ces raisonnements supposent que :

1° Le potentiel d'action du neurône B provoque dans le neurône A un courant de même amplitude que celui provoqué par le neurône A dans le neurône B ;

2° Les rhéobases de A et de B sont égales.

CONDITIONS DU PASSAGE DE L'EXCITATION ENTRE DEUX ÉLÉMENTS

Il est, en effet, évident que les conditions du passage de l'excitation entre deux éléments A et B dépendent de 6 facteurs :

- 1° La chronaxie de A ;
- 2° La chronaxie de B ;
- 3° L'amplitude du potentiel d'action de A ;
- 4° L'amplitude du potentiel d'action de B ;
- 5° La rhéobase de A ;
- 6° La rhéobase de B.

Pour simplifier le problème, nous avons supposé que les 4 derniers facteurs restent constants, ne considérant comme variables que les chronaxies respectives. Mais ceci revient à admettre que les durées des potentiels d'action sont toujours proportionnelles aux chronaxies. Or certains agents semblent altérer cette proportionnalité (par exemple la strychnine, selon un récent travail d'AUGER et FESSARD (5)). Dans ce cas, il faudrait considérer, outre les chronaxies, les durées des potentiels d'action ce qui porterait à 8 le nombre des variables déterminant les conditions de passage.

Ainsi, il est évident que lorsque la disjonction est produite par des agents pharmacodynamiques, ceux-ci ne modifient

qu'exceptionnellement une seule des variables ci-dessus. La disjonction peut donc dépendre du fait de l'altération de variables autres que les chronaxies. Examinons quelques cas de disjonction provoqués dans le système neuro-musculaire par certains poisons.

1° *Curare. — Sparteine.*

Ceux-ci augmentent la chronaxie musculaire sans modifier sensiblement les caractéristiques nerveuses (LAPICQUE) (179-187). La disjonction observée s'explique par le déplacement de la courbe d'excitation du muscle, vers la droite de la figure 44, l'abscisse H du potentiel d'action du nerf n'étant pas modifiée, ce dernier devient donc infraliminaire.

2° *Strychnine.*

Cette substance réduit exclusivement la chronaxie du nerf. La disjonction semblerait s'expliquer par le fait que la durée du potentiel d'action du nerf doit être réduite, et, en conséquence, l'abscisse correspondante est déplacée vers la gauche de la figure 44, c'est-à-dire vers la zone des durées brèves de la courbe d'excitation du muscle, d'où insuffisance d'amplitude du potentiel d'action. Mais AUGER et FESSARD (5) ont montré que la strychnine si elle réduit la chronaxie nerveuse accroît considérablement la durée du potentiel sans modifier beaucoup son amplitude. Donc l'abscisse correspondant à celle-ci sur la courbe d'excitation doit se rapprocher de la durée optimale et il semblerait que l'on dût obtenir non pas disjonction, mais au contraire meilleure transmission. Or, comme on observe effectivement la disjonction, celle-ci peut sans doute être attribuée à l'élévation de la rhéobase du muscle. En effet, LAPICQUE a montré que la rhéobase musculaire est accrue par la strychnine ;

3° *Vératrine.*

Celle-ci diminue la chronaxie du muscle sans toucher à celle du nerf (LAPICQUE) (190).

En ce cas, la durée de l'« état d'excitation » du muscle

se rapprochant de celle du potentiel d'action du nerf, il semblerait que l'on devrait avoir meilleure transmission au lieu de la disjonction observée. A notre avis, l'origine de celle-ci doit être attribuée à la diminution d'amplitude considérable qu'éprouve, selon GRAHAM et GASSER (144), le potentiel d'action nerveux quand le nerf est soumis aux doses de vératrine indiquée par LAPICQUE comme diminuant la chronaxie musculaire.

4° *Antagonisme strychnine-vératrine.*

LAPICQUE (179-190) a montré que la strychnine abolissait la disjonction établie par la vératrine. La continuité fonctionnelle est rétablie quand la strychnine a amené la chronaxie nerveuse au niveau où la chronaxie musculaire a été réduite par la vératrine.

Si la durée du potentiel d'action nerveux diminuait par la strychnine en même temps que la chronaxie, cette durée s'éloignerait de la durée de l'« état d'excitation » du muscle et par conséquent on ne saurait expliquer ainsi le rétablissement de la conduction.

Il semblerait que celui-ci est dû plutôt à l'accroissement de la durée du potentiel d'action du nerf signalé par AUGER et FESSARD (5) laquelle se rapproche ainsi de la durée de l'état d'excitation du muscle, ce qui provoque de nouveau l'excitation de ce dernier. Cela est d'autant plus probable que la vératrine n'augmente que peu ou même parfois diminue la rhéobase musculaire. Dans ce cas, la strychnine qui augmente celle-ci ne l'élèverait guère au-dessus de son niveau normal. Ainsi il se peut que la disjonction par la vératrine soit due principalement à une diminution d'amplitude du potentiel d'action nerveux. Le rétablissement de la jonction sous l'effet de la strychnine pourrait s'expliquer par l'accroissement que cette substance ferait subir à la durée du potentiel d'action nerveux, compensant ainsi la réduction d'amplitude dont la vératrine affecte ce dernier.

Rétablissement de la conduction par excitation répétée

Ainsi, comme l'a établi LAPICQUE (187) la disjonction s'observe notamment quand l'organe terminal a une chronaxie supérieure à celle du nerf. Mais LAPICQUE (177) a montré que la barrière opposée par une telle différence de chronaxies qui arrête un influx unique peut souvent être franchie par des influx répétés ⁽¹⁾. Telle est, en effet, la condition dans laquelle se manifestent les phénomènes de *sommation* que nous étudierons au chapitre suivant.

Justifications expérimentales de la théorie de la conduction irréciproque

Quels sont les systèmes auxquels les résultats de l'expérience permettent d'appliquer la théorie de la conduction irréciproque, qui découle de la différence chronologique ⁽²⁾ entre l'état d'excitation et le potentiel d'action et qui peut se résumer ainsi : la conduction est plus facile d'un élément à grande chronaxie vers un élément à petite chronaxie que vice-versa.

1° ERLANGER et SCHMIDT (89, 274, 275) ont étudié la conduction dans un lambeau de myocarde partiellement soumis soit à la pression, soit à l'action d'une solution contenant du KCl à dose toxique. Ils ont remarqué que la conduction d'une excitation électriquement provoquée était souvent plus facile dans

(¹) Lapique (181) a fait remarquer que, parfois, malgré l'hétérochronisme dû à la curarisation, la transmission persistait, mais était alors accompagnée d'une rhéobase nerveuse très élevée. Des recherches récentes, que nous mentionnerons plus loin, conduisent à penser que dans ce cas le courant rhéobasique a provoqué plusieurs influx nerveux qui, par sommation, ont pu vaincre l'hétérochronisme nerf-muscle.

(²) Avant que nos propres recherches expérimentales nous aient montré cette différence chronologique entre l'état d'excitation et le potentiel d'action, laquelle, par voie de conséquence, permet d'expliquer la conduction irréciproque, nous avons supposé (A. M. Monnier [240]) que celle-ci était liée à l'asymétrie des courbes de para-résonance. Cette dernière hypothèse doit donc être abandonnée.

un sens déterminé. Ils ont pu établir, contrairement à ce qu'avait conclu ENGELMANN (88) que l'excitation était, en général, mieux conduite d'une région faiblement irritable vers une zone où l'irritabilité était plus grande, que dans le sens opposé. Mais comme ces auteurs ont parfois observé le contraire, il est possible que l'incertitude de leurs résultats puisse être attribuée au fait que l'irritabilité, telle qu'ils la caractérisent par l'inverse des stimuli électriques brefs utilisés (chocs d'induction), ne peut être reliée aux paramètres de l'excitabilité. En effet, dans ces conditions, une irritabilité diminuée peut provenir d'un accroissement soit de la rhéobase, soit de la chronaxie. Donc, tout ce qu'on peut dire, c'est que les expériences de SCHMIDT et ERLANGER mériteraient d'être reprises en considérant les deux paramètres de l'excitabilité. Elles paraissent toutefois apporter une certaine probabilité de confirmation à notre théorie de la conduction irréciproque, car, la chronaxie étant, en règle générale, susceptible d'être plus altérée que la rhéobase, les modifications d'irritabilité observées par ces auteurs traduisent vraisemblablement le plus souvent des variations inverses des chronaxies ;

2° Citons ensuite les résultats de A. et B. CHAUCHARD (57) sur les chronaxies des nerfs irido-dilatateurs et irido-constricteurs. La portion préganglionnaire de ces nerfs offre toujours une chronaxie supérieure à celle du segment postganglionnaire. Il y a différence de chronaxies mais dans le sens favorable à la transmission ,

3° Cette théorie de la conduction irréciproque expliquerait certains faits paradoxaux mis en lumière par MAZOUÉ (231). Cet auteur, après avoir observé que la nicotine, à un certain stade de son action, accroît la chronaxie nerveuse, a constaté qu'un segment de nerf nicotinisé, interposé entre le muscle et les électrodes stimulantes, semble bloquer l'influx. Au contraire, la transmission est normale si la stimulation est appliquée sur la région intoxiquée. Il semble donc que la transmission est impossible entre le nerf normal (petite chronaxie) et le nerf nicotinisé (chronaxie élevée) tandis qu'elle

est facile entre ce dernier et le tronçon de nerf normal précédant le muscle. Or, cela est juste ce que prévoit la théorie. Celle-ci pourrait peut-être expliquer de façon analogue certaines modalités de blocage par d'autres poisons ;

4° Enfin, elle rend compte de certains aspects de la conduction dans le cœur. Remarquons, en effet, que le tissu autonome cardiaque (faisceau de His, fibres de PURKINJE) a d'après M. LAPICQUE et C. VEIL (208, 209, 211, 288), RYLANT (270), H. FRÉDÉRICQ (115), VEIL et VAN BOGAERT (289) une chronaxie environ trois fois plus grande que celle du myocarde.

C. VEIL et M. LAPICQUE (208-288) ont établi qu'un tel rapport des chronaxies hisienne et myocardique conditionne le fonctionnement normal du cœur. Tout agent qui altère ce rapport trouble la conduction et provoque des dissociations du rythme. Toutefois il a été observé, sur des cœurs normaux, des chronaxies du tissu autonome s'élevant jusqu'au quintuple de celle du muscle cardiaque lui-même (RYLANT (271), VAN BOGAERT (285)). Or on ne voyait pas clairement jusqu'ici pourquoi une telle différence des chronaxies était nécessaire à la bonne conduction intracardiaque, alors que le fonctionnement du complexe nerf-muscle squelettique dépend de l'égalité des chronaxies.

Mais, selon notre raisonnement, c'est justement grâce à la chronaxie supérieure du tissu autonome que la conduction est facile entre ce dernier et le myocarde. Elle serait optimale pour un rapport de ces chronaxies égal à environ 5, et il faudrait un rapport beaucoup plus élevé pour qu'elle fût supprimée. En effet, VAN BOGAERT a observé que, sous l'effet de certains poisons, le bloc auriculo-ventriculaire ne se produisait que lorsque la chronaxie du tissu autonome était considérablement accrue et devenait, par exemple, 12 fois (éphédrine) et même 20 fois (ouabaïne) celle du myocarde.

De plus, la chronaxie habituelle élevée du tissu autonome est, comme nous l'avons vu, la condition de la conduction des excitations dans un sens déterminé. Or cette conduction irréciproque est nécessaire à la séquence des contractions des dif-

férentes cavités du cœur. En effet, la conduction antidromique des excitations ne s'observe que rarement sur un cœur normal. D'après notre raisonnement ci-dessus, la propagation antidromique pourrait être obtenue à la suite de la sommation d'influx répétés. Or, à l'appui de ceci peut-être pouvons-nous citer une expérience de GASKELL (125). Cet auteur a effectivement obtenu la conduction antidromique des excitations dans le cœur de tortue en stimulant le ventricule selon un rythme élevé (supérieur au rythme sinusal). Le fait que la conduction antidromique peut être ainsi provoquée en imposant au ventricule un rythme rapide aurait donc pu être prévu en raison de la chronaxie élevée du tissu autonome.

Examinons maintenant si la théorie que nous venons d'exposer s'accorde avec les modalités de la conduction irréciproque dans les centres.

L. et M. LAPICQUE (191), MAZOUÉ (231) ont établi que dans l'arc réflexe s'intercale au moins un neurône à grande chronaxie ⁽¹⁾ tandis que fibres afférentes et efférentes ont toutes deux même chronaxie brève.

Or, LAPICQUE (181) a indiqué que, du fait que ce neurône central a une chronaxie de beaucoup supérieure à celles des neurônes moteurs, il est difficile de rendre compte de la transmission de l'excitation entre ce neurône central et ces derniers, si on admet que ladite transmission repose sur l'égalité des chronaxies.

Mais, c'est justement en raison de sa grande chronaxie que le potentiel d'action de ce neurône central est de durée

⁽¹⁾ Rappelons que c'est *indirectement* par l'étude des lois de sommation que L. et M. Lapique (191) ont déterminé l'existence d'un élément à grande chronaxie au centre de l'arc réflexe. Confirmation directe de la valeur élevée de cette chronaxie semble se trouver dans un récent travail de Gasser et Graham (133). Le potentiel d'action médullaire comporterait, en effet, une onde de durée considérablement plus grande que celles des ondes correspondant aux fibres motrices et sensibles

sensiblement égale à celle de l'état d'excitation des neurônes moteurs. Donc, la transmission, loin d'être empêchée par cette grande chronaxie centrale, en est même facilitée. De plus, cette longue durée du potentiel d'action du neurône central conditionne l'allure de la réponse réflexe. En effet, on sait que celle-ci est en général de nature répétitive, c'est-à-dire formée de plusieurs influx. Evidemment, on a souvent attribué l'allure répétitive de la décharge réflexe au fait que celle-ci serait constituée par les réponses non synchrones de plusieurs neurônes moteurs. Sans nier la possibilité d'un tel fonctionnement, indiquons que les cellules des centres nerveux sont éminemment susceptibles de répondre à un courant constant prolongé par une décharge rythmique, comme l'ont montré AUGER et FESSARD (4) ⁽¹⁾. La durée de la réponse est directement proportionnelle à la durée du courant stimulant. Or, dans les réflexes dont les neurones centraux ont une petite chronaxie et qui, par conséquent, ont un bref potentiel d'action, la réponse réflexe est d'après SHERRINGTON (280) de courte durée, c'est-à-dire formée d'un petit nombre d'influx.

Du fait de la petite chronaxie des fibres afférentes, l'influx de celles-ci tend à être bloqué à l'entrée du neurône central. Ce dernier ne peut être excité par des influx d'origine centripète que si ceux-ci sont répétés. On peut se demander pourquoi l'excitation répétée des fibres motrices ne produit pas dans le neurône central une sommation suffisante pour exciter ce dernier et mettre en jeu les fibres sensorielles de façon *centrifuge*. Or, on n'observe jamais ce phénomène, bien qu'il semble possible étant donné la symétrie des chronaxies des deux branches de l'arc réflexe par rapport au centre.

(1) Fessard (107) a supposé que la rythmicité de la réponse au courant continu était une propriété générale de la substance nerveuse. Le fait qu'elle se manifeste irrégulièrement dans les nerfs myélinisés a été attribué à la polarisation de la myéline qui réduit le courant stimulant [Bishop (16) ; Ebbecke (81)]. En effet, il est remarquable qu'elle soit marquée partout où la myéline fait défaut, par exemple dans les centres [Auger et Fessard (4)] et dans les nerfs des Crustacés [Jasper et Monnier (160)].

On pourrait évidemment tourner la difficulté en supposant une asymétrie des deux branches laquelle pourrait être figurée ainsi :

S C₁ C₂ M

S étant l'aboutissement des fibres sensibles ; M, les neurones d'où partent les fibres motrices. C₁ serait le neurone de chronaxie élevée que les influx d'origine sensorielle ne peuvent exciter qu'à condition d'être répétés. C₂ serait de chronaxie plus grande encore, environ 2 fois celle de C₁ afin de pouvoir être excité directement sans répétition par l'influx issu de C₁.

Ainsi la transmission serait possible de S en C₂ car elle se ferait en deux étapes, d'abord par sommation jusqu'en C₁ puis directement de C₁ à C₂. De C₂ à M elle serait facile en raison même de la grande durée du potentiel d'action de C₂.

Mais, en retour, la transmission ne pourrait se faire de M au delà de C₂, car elle se heurterait, en une fois, à un hétérochronisme trop considérable pour être franchi, même par sommation. Nous verrons, en effet, au chapitre suivant que lorsque l'hétérochronisme est très grand, malgré la sommation qui se manifeste dans ce cas, l'état d'excitation maximum produit par les influx afférents est faible. En conséquence, des influx répétés issus de M ne pourront exciter C₂, mais en revanche le potentiel d'action de C₂ étant durable excitera aisément M.

En résumé, si comme l'a démontré LAPICQUE, l'égalité des chronaxies entre deux éléments favorise le passage, l'inégalité des chronaxies tend à assurer la conduction irréciproque. Plus précisément, lorsque le rapport des chronaxies augmente, le blocage, ou disjonction, se produit d'abord dans une direction déterminée, c'est-à-dire de l'élément à petite chronaxie vers celui à grande chronaxie. La disjonction ne s'exerce pleinement que vis-à-vis des influx isolés et le plus souvent la jonction peut être rétablie si les influx se succèdent nombreux et rapprochés (sommation).

Ainsi le fait que l'« état d'excitation » et le potentiel d'ac-

tion n'ont pas même durée a des conséquences intéressantes. Nous ne proposons pour l'instant aucune explication théorique de cet hétérochronisme.

En effet, notre schéma ne rend pleinement compte que des phénomènes précédant la réponse à l'excitation. Il faudrait donc de nouvelles hypothèses ⁽¹⁾ pour relier le potentiel d'action au schéma de l'excitation. Avant de terminer la présente discussion, remarquons qu'il est nécessaire d'admettre que la conduction entre deux neurones contigus doit, dans certains cas, être irréciproque de manière permanente et, dans d'autres cas, être irréciproque, seulement temporairement, cela en raison de la diversité des réponses que peuvent produire des stimuli afférents identiques. Nous verrons au chapitre XIV comment les changements de chronaxie d'origine centrale (phénomènes de subordination) donnent une interprétation claire de la conduction irréciproque temporaire.

DISCUSSION DE L'HYPOTHÈSE DE L'INVARIABILITÉ DE LA CHRONAXIE
ET DE LA DURÉE DU POTENTIEL D'ACTION EN TOUS POINTS D'UNE
MÊME CELLULE NERVEUSE

Nous avons, au cours des raisonnements précédents, implicitement admis que chronaxie et durée d'influx ont mêmes valeurs en tous points d'une cellule nerveuse. Autrement dit ces deux facteurs seraient, dans les diverses régions d'une même

⁽¹⁾ Indiquons toutefois que Fessard (107) a montré l'analogie entre les réponses rythmiques de certains organes et les oscillations dites de « relaxation ». Or, on sait que dans tout système de ce genre, la phase de relaxation (que Fessard identifie avec le potentiel d'action) est toujours plus brève que la phase de charge du système. Cette dernière pourrait peut-être être rapprochée de l'état d'excitation tel qu'il est représenté par notre schéma. Mais, en outre, l'hypothèse de Fessard rend compte de la période réfractaire absolue du nerf, laquelle est en dehors de notre schéma de l'excitation, bien que celui-ci suggère une explication de la période réfractaire *relative* conforme à de récentes expériences et que nous exposerons chapitre XII.

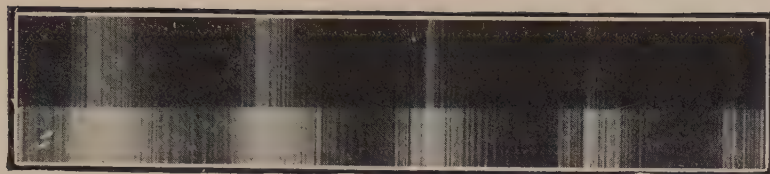
cellule nerveuse, indépendants des dimensions géométriques locales. Mais il nous faut justifier cette affirmation car, à priori, elle peut paraître en opposition avec les faits expérimentaux suivants : En effet, d'une part, hors des centres les axônes sont recouverts de myéline et ont un diamètre supérieur à celui qu'ils ont durant leur parcours dans les centres, où d'ailleurs ils s'effilent en des branches plus fines. D'autre part, LAPICQUE et LEGENDRE (202) expérimentant sur des nerfs dont les fibres respectives étaient de diamètre nettement différents, ont montré que la chronaxie d'une fibre nerveuse est fonction inverse de son diamètre. Ce résultat permettrait de prévoir, ce qu'effectivement LAPICQUE, GASSER et DESOILLE (199), GASSER et ERLANGER (130) ont observé, à savoir la proportionnalité de la vitesse de l'influx au diamètre de la fibre nerveuse. Il semblerait donc que non seulement la vitesse est réduite mais aussi que la chronaxie est allongée quand l'axône diminue de diamètre.

Mais d'après LAPICQUE (181), la chronaxie (et par conséquent la durée de l'influx) est une propriété protoplasmique. Elle ne saurait donc dépendre du diamètre de la fibre nerveuse. Cependant il n'en est pas de même de la vitesse de propagation. En effet, cette dernière, outre qu'elle est fonction inverse de la chronaxie, est limitée par la dimension de la fibre nerveuse. Un faible diamètre de celle-ci étrangle les lignes de courant des circuits locaux par l'intermédiaire desquels s'effectue le transport de la dépolarisation transitoire constituant le potentiel d'action. On peut donc concevoir qu'un rétrécissement de la fibre nerveuse entraîne seulement un ralentissement de la vitesse de propagation de l'influx sans modifier la durée de ce dernier. Le fait que les fibres nerveuses de petite chronaxie, c'est-à-dire de conduction rapide, présentent en général de grands diamètres, serait la conséquence d'une adaptation. Selon LAPICQUE (181) le diamètre de la fibre nerveuse n'est pas la cause efficiente de cette chronaxie, il est réglé sur cette chronaxie. Ce point de vue est confirmé par un récent travail de BARRON (9). D'après cet auteur, lorsqu'un nerf préalable-

ment écrasé se régénère, les fibres régénérées ont un diamètre bien inférieur à celui des fibres normales et cependant elles ont même chronaxie que ces dernières. Ce résultat indique bien que la chronaxie est une caractéristique essentiellement protoplasmique et justifie tous les raisonnements basés sur l'invariabilité de la chronaxie et de la durée de l'influx en tous points d'une même cellule nerveuse. Nous continuerons donc à admettre cette hypothèse au cours des chapitres suivants.







CHAPITRE X

L'addition latente de stimuli subliminares réitérés et la sommation d'influx nerveux



N connaît le rôle physiologique capital du phénomène de l'addition latente, découvert par RICHET (262) sur la pince de l'Ecrevisse. En effet, après détermination des lois d'addition latente de stimuli brefs sous-liminaire sur un tissu lent, LAPICQUE (177) puis A. et B. CHAUCHARD (53-55-56) ont pu étendre le domaine d'application de ces lois aux systèmes *itératifs*, c'est-à-dire aux organes dont la mise en fonction n'est obtenue qu'après qu'ils ont reçu plusieurs influx nerveux rapprochés. Dans ce cas, on admet que l'action de l'influx nerveux est semblable à celle d'un stimulus bref. LAPICQUE (177) a établi que l'excitation dépend, lors de la stimulation par ondes réitérées identiques de quatre variables indépendantes : 1° l'intensité d'un stimulus ; 2° sa durée ; 3° l'intervalle de temps séparant les stimuli ; 4° le nombre de ces derniers. En outre, il faudrait presque en ajouter une cinquième, à savoir : la forme du stimulus. Le problème est donc fort compliqué étant donné le nombre des variables. On a donc, à plusieurs reprises tenté d'édifier une théorie qui tînt compte implicitement de toutes les variations de celles-ci. Aucune de ces diverses théories n'embrasse tous ces faits. La première en date, proposée

par HILL (154) est déduite de la théorie de l'excitation de cet auteur ; elle ne donne qu'une image très éloignée de la réalité. Elle conduit à des équations fort compliquées, basées d'ailleurs sur plusieurs hypothèses arbitraires quasi impossibles à vérifier expérimentalement. La théorie à la fois la plus simple, celle qui illustre le mieux les faits et qui a servi de point de départ à toutes les suivantes, est due à LAPICQUE (178). Celui-ci suppose que l'effet excitant produit par les stimuli se dissipe, durant l'intervalle de ceux-ci, selon une exponentielle décroissante du temps $\left(e^{-\frac{t}{\tau}}\right)$. BREMER et HOMÈS (38), BLAIR H. A (23-24) ont repris cette théorie sous une forme un peu différente. OZORIO DE ALMEIDA (255) admet pour la loi de décroissance de l'effet excitant l'expression moins simple e^{-Kt} mais qui toutefois suit de plus près les résultats expérimentaux. GILSON (139) et ROSENBLUETH (264) admettent que l'excitation est liée à une substance libérée par chaque stimulus, laquelle tend à se dissiper selon les lois de la diffusion (Gilson) (139) ou est absorbée par une réaction chimique réversible (Rosenblueth) (264). Malheureusement les équations obtenues par ces deux derniers auteurs contiennent plusieurs constantes qui correspondent à autant d'hypothèses arbitraires.

Or les lois de l'addition latente, déduites du présent schéma de l'excitation, suivent en certains cas la réalité d'assez près. Toutefois, l'illustration de ce mode d'excitation n'est pas aussi satisfaisante que celle de tous les précédents. Néanmoins nous croyons pouvoir expliquer ce désaccord partiel. De plus, l'étude sur le schéma, de l'excitation par stimuli subliminaires répétés s'est révélée fructueuse en ce qui concerne certains aspects de l'inhibition (inhibition de WEDENSKY (292), inhibition centrale d'un réflexe par un influx nerveux survenant à un instant déterminé avant l'influx réflexogène [ECCLES et SHERRINGTON (85), BREMER (35)]). En effet, nous avons été conduits à admettre que ces faits qui ne trouvent place dans les théories actuelles qu'à la suite de nouvelles hypothèses s'expliquent comme étant la conséquence des lois de l'addition latente.

Nous allons donc d'abord considérer sur notre schéma l'effet de stimuli rectangulaires d'intensité constante I , de durée t' , d'intervalle ε , et en nombre n (fig. 46). Nous exprimerons la durée de l'intervalle en fonction de la chronaxie.

D'après la loi de stimulation par courant constant, il est facile d'établir quelle est la différence de potentiel aux bornes d'un quelconque des condensateurs du schéma, soit C_1 , au fur

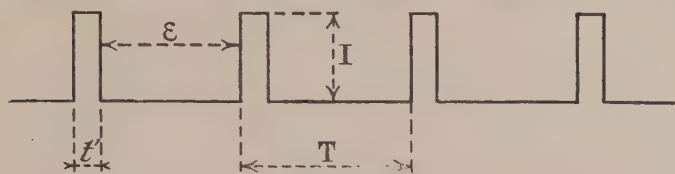


FIG. 46

et à mesure que sont appliqués des stimuli répétés d'intensité I , de durée t' séparés par des intervalles ε .

Sitôt après le premier stimulus :

$$V_1 = RI \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right)$$

juste avant le deuxième stimulus, c'est-à-dire après un intervalle ε suivant le premier stimulus.

$$V_1 = RI \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{\varepsilon}{\tau_1}}.$$

Sitôt après le deuxième stimulus :

$$V_1 = RI \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) + \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{\varepsilon}{\tau_1}} e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right].$$

D'où, après n stimuli :

$$V_1 = RI \sum_0^n \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t + \varepsilon}{\tau_1}(n-1)}.$$

Introduisons la valeur de la période T des stimuli

($T = t' + \varepsilon$) d'où :

$$V_1 = RI \sum_0^n \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{T}{\tau_1}(n-1)}.$$

On obtient une équation semblable pour la différence de potentiel V_2 aux bornes de l'autre condensateur, d'où nous pouvons écrire, pour l'état d'excitation V :

$$V = RI \sum_0^n \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{T}{\tau_1}(n-1)} - \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_2}} \right) e^{-\frac{T}{\tau_2}(n-1)} \right]$$

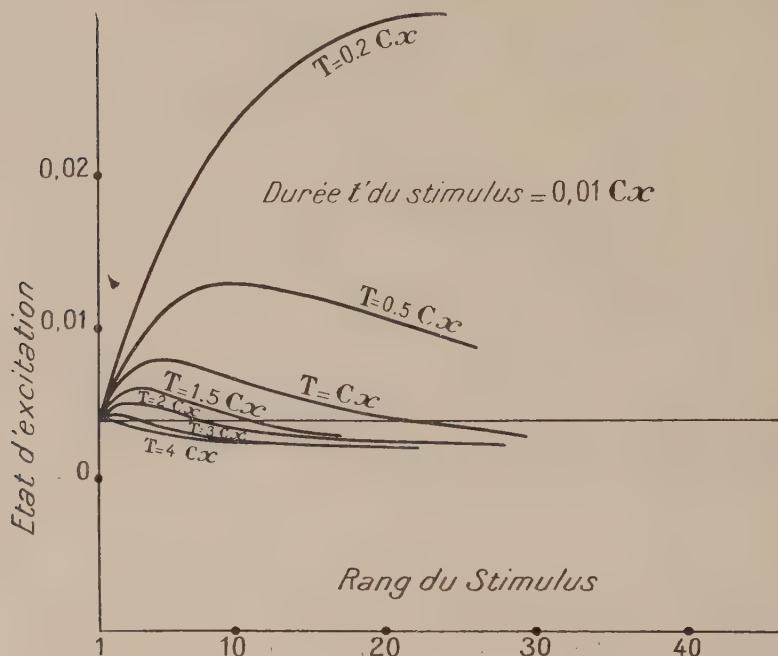


FIG. 47 (et 48, 49 et 50). — Sommation de stimuli rectangulaires réitérés. Etat d'excitation en fonction des stimuli successifs, pour diverses périodes T entre les stimuli et des stimuli de durées t' différentes. En toute rigueur les courbes ne devraient pas être continues, mais devraient être remplacées par des séries de points correspondant aux stimuli successifs.

Remplaçons, dans cette équation, les constantes de temps par leur valeur en fonction de la chronaxie C_x . Pour cela, admettons, comme nous l'avons fait au début de nos recherches,

que $\tau_2 = 6 \tau_1$. En conséquence nous avons $\tau_1 = 2,22 C_x$, $\tau_2 = 13,3 C_x$, ce qui nous donne

$$V = RI \sum_0^n \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{2,22 C_x}} \right) e^{-\frac{T}{2,22 C_x}(n-1)} - \left(1 - e^{-\frac{t'}{13,3 C_x}} \right) e^{-\frac{T}{13,3 C_x}(n-1)} \right].$$

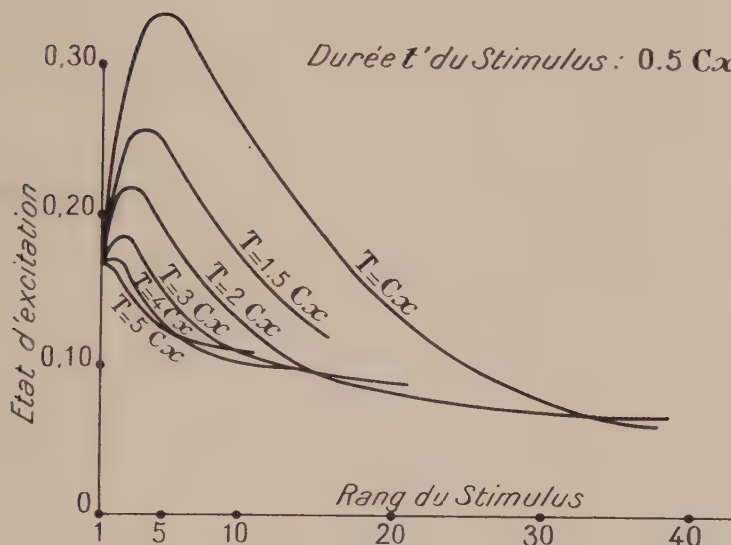


FIG. 48.

L'« état d'excitation » V est donc la *différence* de deux séries, de convergence inégale, chacune d'elle étant du type de celle proposée par LAPICQUE (178) pour représenter l'addition latente. Elles sont, en effet, de la forme $\sum e^{-\frac{t}{z}(n-1)}$

c'est-à-dire $\sum \frac{1}{q^{(n-1)}}$, q étant égal à $e^{\frac{t}{z}}$.

La différence entre les résultats fournis par le schéma et ceux déduits de la théorie de LAPICQUE provient uniquement

du fait qu'au lieu de considérer une seule série, nous avons à nous occuper d'une *différence* de deux séries. Nous avons calculé l'état d'excitation en fonction du rang du stimulus, c'est-à-dire l'« état d'excitation atteint après 1, 2, 3... n stimuli, et

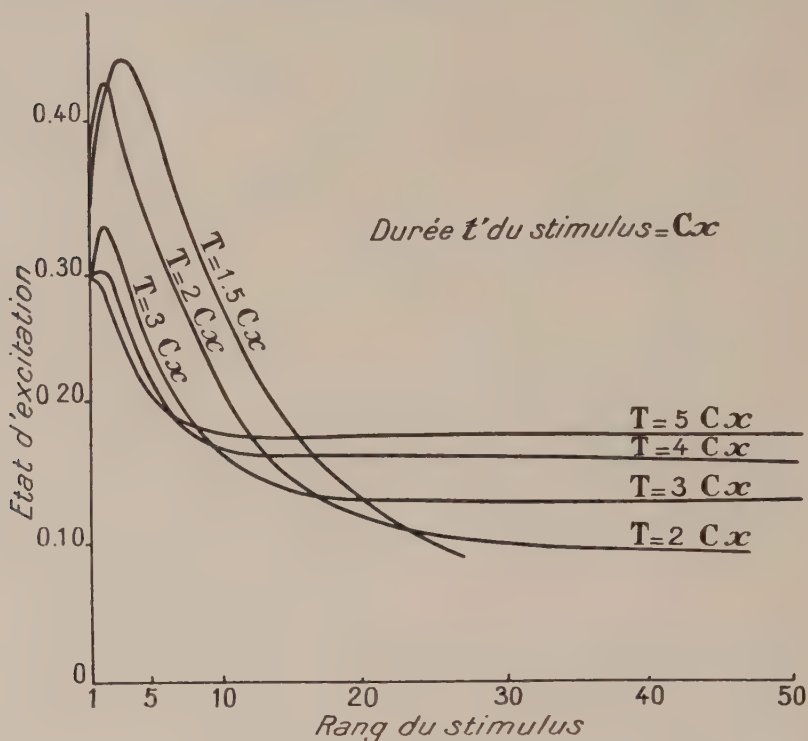


FIG. 49.

cela avec une durée t' du stimulus et une période T constantes. Les résultats sont illustrés par les figures 47, 48, 49, 50. Chaque figure correspond à l'excitation par des stimuli de durée constante t' (fraction de la chronaxie Cx), chaque courbe de chaque figure correspond à une période T donnée (fraction ou multiple connu de la chroxanie). En abscisses est porté le rang du stimulus et en ordonnée l'« état d'excitation » correspondant.

De l'examen de l'une quelconque des figures, nous pouvons voir que :

1° L'« état d'excitation » croît avec le nombre n de stimuli, passe par un maximum et décroît ensuite ;

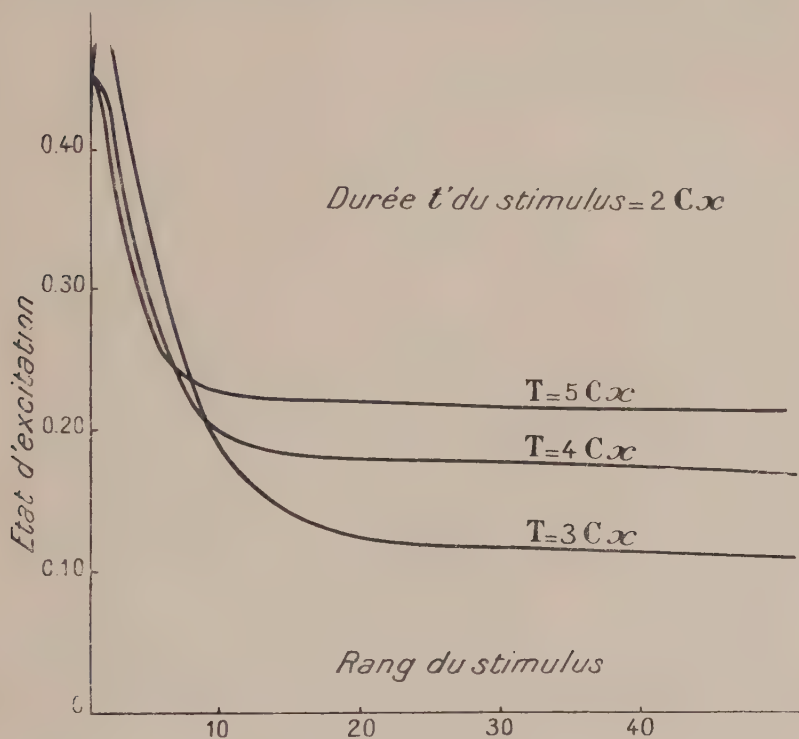


FIG. 50.

2° L'amplitude maxima atteinte est d'autant plus grande que la période T des stimuli est plus brève ;

3° Le nombre de stimuli n nécessaire pour atteindre l'amplitude maxima décroît avec la période T ;

4° Le temps au bout duquel le maximum est obtenu (temps de sommation), égal à $(n - 1)T$ est constant quelle que soit la période T .

Ces résultats peuvent être clairement démontrés au moyen

du modèle électrique du schéma. Ainsi la figure 50bis représente divers calques d'oscillogrammes traduisant l'« état d'excitation » sous l'effet de stimuli réitérés. Elle montre nettement que l'amplitude maxima atteinte par l'état d'excitation est d'autant plus grande que les stimuli sont plus rapprochés.

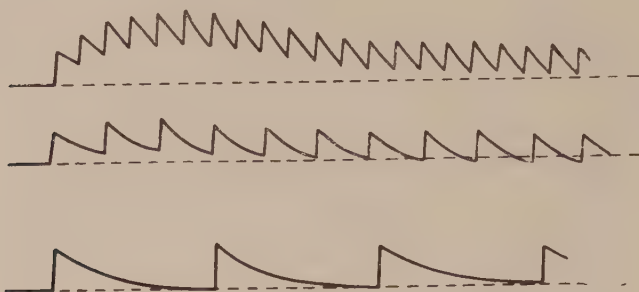


FIG. 50 bis. — Démonstration de l'addition latente au moyen du modèle électrique du schéma de l'excitation. Calques d'oscillogrammes représentant l'« état d'excitation » obtenu avec des stimuli rectangulaires réitérés durant chacun $1/10$ de l'intervalle les séparant. De haut en bas : intervalle égal à 0,318, 0,637, et 1,91 « temps utile ». L'addition latente est d'autant plus nette que les intervalles sont plus brefs.

L'examen des différentes figures (qui ne diffèrent entre elles que par la durée t' du stimulus utilisé, montre que, toutes choses égales d'ailleurs :

1° L'amplitude maxima croît avec la durée t' du stimulus. Elle est directement proportionnelle à t' entre t' très petit et $t' = 0,15 C_x$;

2° Le nombre des stimuli nécessaire pour atteindre l'amplitude maxima décroît quand la durée t' du stimulus augmente. D'où : le temps de sommation est en fonction inverse de la durée du stimulus. Tout ceci s'accorde au moins qualitativement avec les résultats physiologiques. Voyons s'il en est de même numériquement et considérons notamment les lois des intervalles. Celles-ci (fig. 51) (intensité liminaire en fonction de la période) ont été obtenues en portant en ordonnées

l'inverse de l'état d'excitation maximum et en abscisses la période correspondante. La loi est différente pour chaque durée t' du stimulus. Les lois des intervalles ressemblent par leur allure générale aux courbes physiologiques expérimentales corres-

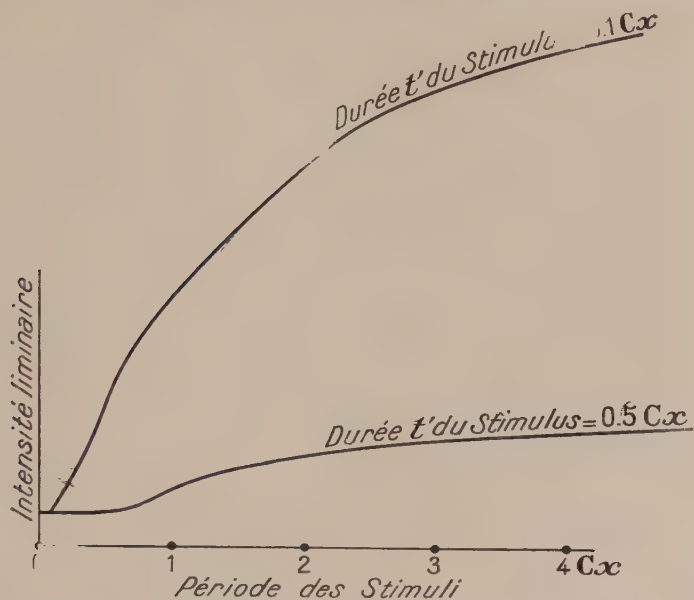


FIG. 51. — Sommation de stimuli rectangulaires réitérés. Intensité liminaire en fonction de la période des stimuli et pour deux durées différentes t' des stimuli.

pondantes, établies par A et B. CHAUCHARD (59). En effet, le voltage liminaire décroît si la période de stimuli est réduite. La diminution du voltage avec la réduction de la période est d'autant moins accusée (ou, autrement dit, la sommation est d'autant plus faible) que la durée du stimulus est plus grande (ceci est conforme aux résultats de LAPICQUE (189) bien que dans ce cas le voltage nécessaire soit moindre. Enfin le voltage ne diminue pas indéfiniment avec la période mais tend vers une valeur limite.

Ici s'arrête l'analogie. On voit sur les diverses courbes que

l'intervalle maximum (ou temps de sommation) à la suite duquel un second stimulus peut accroître le résidu d'excitation laissé par le premier est égal à 4,77 chronaxies, c'est-à-dire au « temps utile » (voir chapitre I). Or, dans les expériences de A. et B. CHAUCHARD (59) le temps de sommation est de 2 à 8 fois le temps utile. En outre, la valeur de la période en-dessous de laquelle le voltage liminaire n'est plus réduit davantage est, selon le schéma, égale à la durée du stimulus. Dans ce cas, l'intervalle entre les stimuli est nul, nous stimulons en réalité par un courant constant et la limite inférieure du voltage liminaire est la rhéobase. Or les résultats de A. et B. CHAUCHARD (59) montrent que la valeur limite du voltage est atteinte quand les stimuli sont encore assez écartés (intervalle de l'ordre de quelques chronaxies). Le schéma est donc insuffisant pour rendre compte de ces faits. Il semblerait qu'à la suite du stimulus il subsiste un résidu se dissipant avec une grande lenteur. En effet, si nous considérons une troisième série très lentement convergente en plus des deux que comporte le schéma, nous pourrions arriver à supprimer le désaccord ci-dessus. Mais il nous paraît préférable de ne pas user de cet artifice pour l'instant. Cet effet résiduel durable du stimulus semble être la conséquence du passage du courant stimulant. On sait, en effet, que les caractéristiques de l'excitabilité sont modifiées durant le passage du courant (phénomènes d'électrotonus), de plus leur retour à leur niveau normal exige un temps appréciable après cessation du courant. Ce temps est négligeable à notre sens sur les tissus rapides, mais il devient de plus en plus appréciable lorsqu'on interroge les organes de chronaxies plus élevées. C'est en raison de ce fait que LAPICQUE (179) a particulièrement insisté sur l'intervalle qu'il faut laisser entre deux mesures de passages de courants liminaires lors de la détermination d'une loi d'excitation, intervalle qui peut aller jusqu'à plusieurs secondes ou même plusieurs minutes, quand on étudie les excitabilités très lentes, comme celles qui ont servi à déterminer les lois de l'addition latente.

Par conséquent, comme le schéma dans sa forme présente n'offre rien d'analogue à une modification de ses caractéristiques (électrotonus) sous l'effet du courant stimulant, il ne peut illustrer un fait tel que la sommation à de longs intervalles. Mais son utilité réapparaît si on considère des inter-

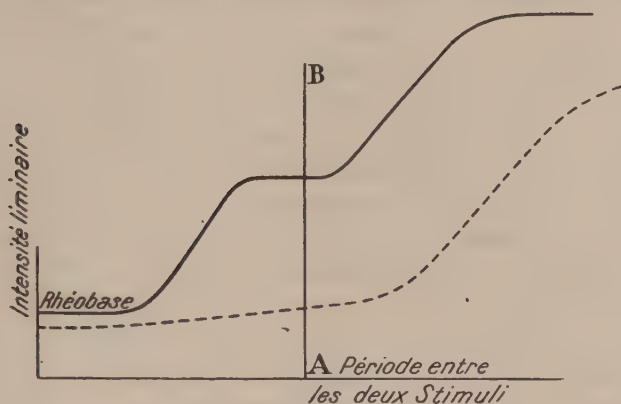


FIG. 52. — Figure schématique montrant la portion de la loi (intensité liminaire en fonction de la période T des stimuli) dont le schéma de l'excitation fournit une illustration correcte (zone située à gauche de A B)

valles brefs entre les stimuli, c'est-à-dire si on stimule à fréquence élevée. En effet, dans la plupart des expériences sur l'addition latente (A. et B. CHAUCHARD) (59-61) sur les systèmes itératifs (LAPICQUE et BOIGEY) (197), KOENIGS (167-168), L. et M. LAPICQUE (178-189), A. et B. CHAUCHARD (54-58-59), MAZOUÉ (231), etc.) on n'est guère descendu à des intervalles inférieurs à une dizaine de chronaxies. Exception faite toutefois des recherches de LAPICQUE et MEYERSON (239-275) sur l'action de la fréquence de stimulation vagale sur l'inhibition cardiaque. Ces auteurs ont en effet utilisé des fréquences jusqu'à 250 par seconde. Mais à la suite des travaux d'ERLANGER et de GASSER (94), de BISHOP et d'HEINBECKER (20) sur les caractéristiques des fibres sympathiques et parasympathiques

on peut admettre qu'à une telle fréquence, le pneumogastrique ne répond plus à chaque stimulus, étant donné sa longue période réfractaire. En conséquence, la fréquence maximale réelle dans les expériences de LAPICQUE et MEYERSON (203) a sûrement été très inférieure à 250.

Nous pouvons donc admettre que la loi des intervalles générale est d'allure semblable à celle indiquée par la figure 52 et que le schéma illustre seulement la partie située à gauche de la ligne AB de la figure, c'est-à-dire la région des faibles intervalles ⁽¹⁾. Or, il en est bien ainsi : le schéma rend compte quantitativement de la sommation par deux stimuli sous-liminaires très rapprochés comme dans les expériences de KEITH LUCAS (228) et celles d'ERLANGER et BLAIR (91). Selon ces auteurs l'intervalle maximum au delà duquel deux stimuli sous-liminaires appliqués sur le sciatique de la Grenouille n'offrent plus de sommation peut atteindre 2σ , si les stimuli sont suffisamment brefs. Or, ce temps de sommation est voisin du temps utile du nerf considéré, ce qui est conforme au schéma. Cette intervalle correspondrait donc à une fréquence minima de stimulation de 500 par seconde dans le cas du sciatique de Grenouille et d'environ 10 à 50 pour les muscles de l'Escargot. Ces derniers chiffres sont justement la limite supérieure des fréquences utilisées pour les muscles de l'Escargot par A. et B. CHAUCHARD (59).

En résumé, il paraît légitime d'étudier sur le schéma les conditions de la stimulation à fréquence élevée. Les éclaircissements que cette étude apporte à certains problèmes justifient cette manière de voir.

⁽¹⁾ Nous avons déjà rappelé le fait que Lapique et Laugier (201), A. et B. Chauchard (59), ont parfois observé l'excitation provoquée par des stimuli répétés d'intensité inférieure à la rhéobase, mais cela seulement sur les excitabilités très lentes. Dans ce cas, la loi des intervalles serait représentée par la courbe pointillée (fig. 52). Cette anomalie nous paraît liée à une modalité particulière de l'action du courant sur les tissus très lents comme nous l'exposerons ultérieurement.

LA SOMMATION DES INFLUX NERVEUX

Nous allons d'abord nous occuper de la sommation des influx nerveux très rapprochés, mais nous considérerons sur-

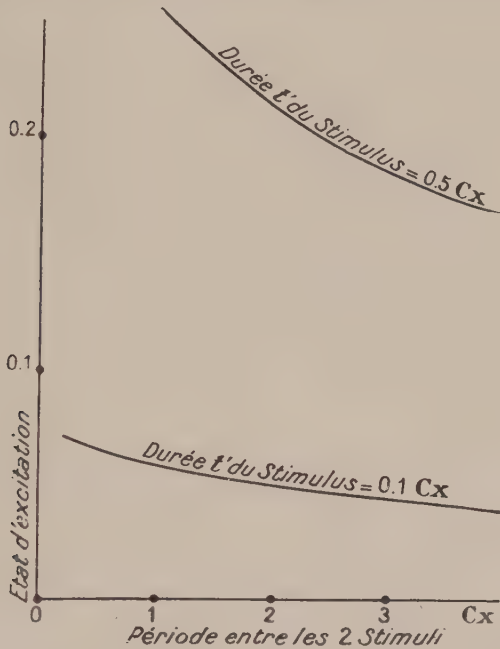


FIG. 53. — Etat d'excitation résultant de la sommation de deux stimuli rectangulaires, en fonction de la période les séparant, et pour diverses durées de ceux-ci.

tout la sommation de deux influx seulement, laquelle a été beaucoup étudiée, en particulier pour l'étude de la sommation neuro-musculaire (muscle normal, GOTCH et BURCH (141), KEITH LUCAS) (226) (muscle curarisé, BREMER) (31-32-37) et centrale [ECCLES et SHERRINGTON (84), BREMER (33-34-36)]. Cependant, avant d'envisager la sommation d'influx nerveux nous allons étudier d'abord le cas plus simple de l'addition

latente de deux stimuli rectangulaires. Les courbes des figures 47 à 50 nous permettent de calculer immédiatement quel est l'état d'excitation produit par un deuxième stimulus survenant après un premier au bout d'une période T , selon que l'on fait varier soit la période T , soit la durée t' du stimulus (fig. 53).

Nous voyons que, si la durée du stimulus est accrue, les ordonnées de la courbe de sommation sont augmentées, ou autrement dit, l'amplitude de l'« état d'excitation » est sensiblement proportionnelle à la durée du stimulus.

Si l'on s'adresse à des organes de chronaxies diverses, l'échelle des abscisses de la figure 53 est seule modifiée. Par exemple si la chronaxie de l'organe s'élève, la courbe devient moins inclinée, c'est-à-dire que le même degré de sommation est obtenu avec de plus grands intervalles entre les stimuli.

SOMMATION DE DEUX INFLUX SUCCESSIFS

Tous les raisonnements précédents s'appliquent à la stimulation d'un organe par des stimuli brefs et rapprochés et d'intensité *variable*. Or lorsqu'on considère la sommation des effets accumulés dans un organe par des influx nerveux réitérés, on se trouve dans le cas de l'excitation par des stimuli brefs d'amplitude *invariable*, si on admet que le potentiel d'action du nerf, agissant comme un stimulus électrique, obéit à la loi du « tout ou rien ». En effet, l'amplitude du potentiel d'action nerveux selon KEITH LUCAS (225), DAVIS, FORBES, BRUNSWICK et HOPKINS (72), KATO (161-162) est indépendante du stimulus appliqué sur le nerf. Nous avons d'ailleurs fourni récemment une démonstration directe de ce fait [A.M. MONNIER et H.H. JASPER (247)]. En outre, la loi du « tout ou rien » paraissant générale et s'appliquant notamment à la fibre musculaire, il est probable qu'elle s'applique aussi en particulier aux neurônes intercalaires des voies réflexes, ceux-ci répondant,

dès le seuil obtenu grâce à un train approprié d'influx afférents, par des influx d'amplitude toujours la même.

Indiquons ici que le fait signalé par L. et M. LAPICQUE (195) à savoir que l'efficacité réflexogène (c'est-à-dire l'amplitude) des influx afférents dépendrait de l'intensité du stimulus porté sur le nerf, ne serait qu'en désaccord apparent avec la loi du « tout ou rien ». En effet, il paraît bien établi à la suite de GARTEN (123), FORBES et GREGH (112), BISHOP (15), FESSARD (107), JASPER et MONNIER (160), AUGER et FESSARD (6) qu'un stimulus, même bref peut déclancher, pourvu que son intensité soit suffisante, dans une même fibre nerveuse, plusieurs influx rapprochés, d'où augmentation de l'effet réflexogène provoqué par un stimulus. On peut donc, si on admet la loi du tout ou rien, identifier la sommation d'influx nerveux à la sommation de stimuli d'intensité *constante*. Considérons d'abord par raison de simplicité le cas idéal d'un organe élémentaire de chronaxie élevée innervé par une seule fibre de brève chronaxie. Stimulons cette fibre par deux stimuli brefs supraliminaires (chocs d'induction) dont nous pouvons faire varier l'intervalle. S'ils sont d'intensité suffisante, ils provoqueront deux influx qui se dirigeront vers l'organe effecteur. L'état d'excitation produit dans ce dernier par ceux-ci est d'autant plus grand que les deux influx nerveux sont plus rapprochés. Il y a toutefois une limite à l'accroissement de l'état d'excitation dans l'organe par réduction de l'intervalle entre les influx. En effet, quand le deuxième stimulus est porté sur le nerf au cours de la période réfractaire absolue que laisse derrière lui le premier influx, celui-ci parvient seul à l'organe sans être suivi d'un second. L'organe effecteur n'a reçu en fait qu'un seul influx. Si le second stimulus est appliqué sur la fibre au début de la période réfractaire relative, il provoque bien lui aussi un influx mais d'amplitude réduite. Celui-ci se propageant avec une vitesse inférieure à la normale [GASSER et ERLANGER (129), FORBES et RAY (113)] arrive à l'organe après un retard sur le premier, plus grand que l'intervalle entre les deux stimuli reçus par la fibre nerveuse. Toutefois, du fait de sa

vitesse initiale moindre le deuxième influx, au fur et à mesure qu'il se propage, se trouve de plus en plus loin derrière le premier influx ; il rencontre donc des éléments de fibres de moins en moins réfractaires. Sa vitesse et son amplitude croissent et tendent vers la normale. Néanmoins, ce qu'il faut retenir c'est qu'en tout cas lorsque le deuxième stimulus tombe durant la période réfractaire relative du premier influx, le second influx s'approche de l'organe, retardé dans sa marche et réduit dans son amplitude. Il en résulte que la sommation croît effectivement lorsque l'on rétrécit l'intervalle des deux stimuli, cet accroissement est ralenti quand le deuxième stimulus est produit à la fin de la période réfractaire relative. Si ce stimulus survient encore de plus en plus tôt après le premier, la sommation passe par un maximum puis diminue rapidement et finit par s'annuler.

En résumé, il existe un intervalle *optimum* entre deux stimuli appliqués sur une fibre nerveuse. Cet intervalle donnant lieu à un maximum de sommation, est tel que le deuxième influx arrive à l'organe assez près du premier influx sans que son amplitude soit par trop réduite. La durée de cet intervalle est donc conditionnée par la période réfractaire relative et lui est inférieure. Or, d'après GASSER et ERLANGER (129) la période réfractaire relative des fibres motrices du sciatique de la Grenouille est d'environ 10σ , soit 33 chronaxies. Si nous admettons que la période optima est inférieure de 20 % à ce chiffre, celle-ci serait égale environ à 27 chronaxies.

Nous pouvons donc maintenant essayer de représenter l'état d'excitation produit au sein de notre organe idéal par deux stimuli appliqués sur la fibre unique qui l'innerve, en fonction de l'intervalle entre ces stimuli.

Il est évident que pour traiter, en toute rigueur, le problème de la sommation d'influx nerveux, au moyen de notre schéma de l'excitation, il faudrait considérer ces derniers, soit sous leur forme véritable, soit, à défaut, sous la forme analytique qui les traduit mieux (double exponentielle caractérisée par K' petit). Mais ceci introduit des difficultés de calcul quasi-

insolubles, lesquelles pourraient toutefois, à l'avenir, être évitées par l'emploi du modèle électrique du schéma de l'excitation. Nous avons donc, avant d'aborder l'étude de la sommation d'influx, effectué la simplification suivante : nous avons assimilé le potentiel d'action à un stimulus rectangulaire de

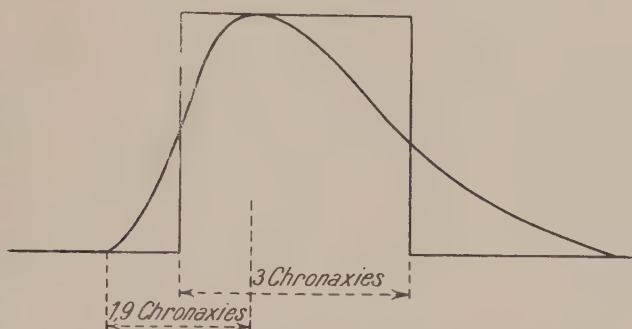


FIG. 54. — Assimilation d'un potentiel d'action (onde α du sciatique de Crapaud) à une onde rectangulaire.

durée déterminée. Pour fixer celle-ci nous avons reproduit sur la figure 54 le potentiel d'action dessiné figure 42. Nous voyons que nous pouvons assimiler le potentiel d'action à un stimulus rectangulaire, de même amplitude, durant trois chronaxies, sans que cela soit une simplification trop radicale, ainsi que le prouvera la suite de notre travail.

Donc, pour fixer les idées, nous supposons que la chronaxie de l'organe effecteur est de 3σ , celle de la fibre nerveuse $0,2\sigma$, ce qui entraîne le chiffre de $5,4\sigma$ pour la période optima. Conformément à ce que nous avons admis ci-dessus, nous admettons que l'influx agit comme un stimulus rectangulaire de durée égale à 3 chronaxies, c'est-à-dire $0,6\sigma$.

Soit L le niveau du seuil (fig. 55) ; nous voyons que seuls des stimuli séparés par des intervalles compris entre deux valeurs A et B entraîneront la réponse de l'organe. Le point A , situé sur la portion pointillée de la courbe, tracée à l'estime,

correspond à un deuxième influx limité en amplitude du fait de la période réfractaire de la fibre nerveuse.

Si nous supposons que cette réponse se fait par « tout ou

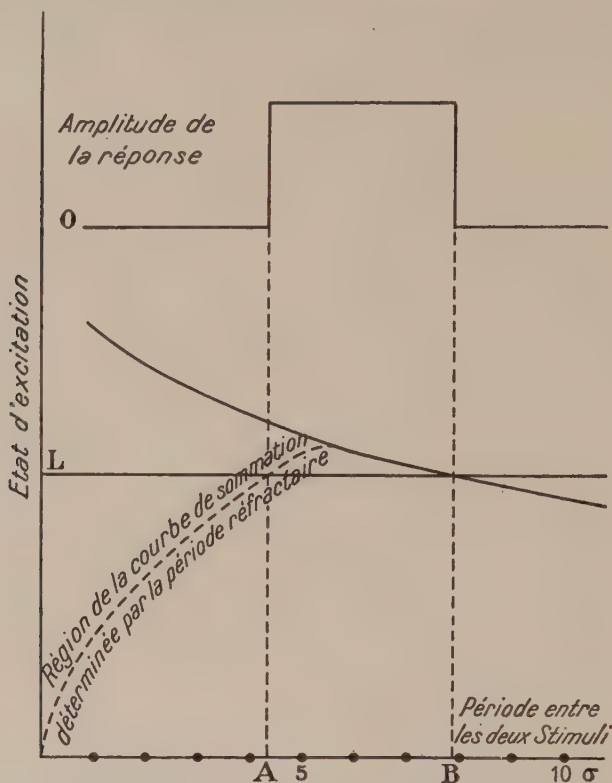


FIG. 55. — « Etat d'excitation » provoqué, dans un organe innervé par une fibre unique, à la suite de la sommation de deux influx nerveux, en fonction de la période entre les deux stimuli appliqués sur la fibre. L'amplitude de la réponse de l'organe est constante tant que l'« état d'excitation » surpasse le seuil L (loi du « tout ou rien »).

rien », nous apercevons immédiatement que la réponse ne traduira en aucune façon la courbe représentant l'état d'excitation résultant de la sommation de deux influx, car elle pré-

sente seulement deux discontinuités correspondant aux intervalles A et B. Or toutes les lois de sommation de deux influx ont cependant été obtenues en prenant comme indice de la sommation l'amplitude de la réponse de l'organe effecteur (par exemple : secousse musculaire réflexe). Ces courbes ne présentent point les discontinuités brutales ci-dessus, cela parce que les systèmes itératifs considérés se composent en réalité d'un grand nombre d'organes effecteurs de caractéristiques *différentes*, car si ces dernières étaient toutes semblables, les discontinuités apparaîtraient dans la courbe comme s'il s'agissait d'un organe innervé par une fibre unique. SHERRINGTON (280) et BREMER (32-38) ont donc admis que les courbes de sommation construites d'après la réponse de l'organe étaient des courbes statistiques correspondant aux réponses d'un nombre plus ou moins grand d'organes élémentaires (unités motrices de Sherrington). Ils ont postulé en outre qu'une telle courbe représente l'« état d'excitation » dans la majorité des unités motrices, c'est-à-dire l'« état d'excitation » dans les fibres de caractéristiques moyennes. Cela n'est pas évident *a priori* et demande démonstration. Celle-ci est aisée grâce au schéma de l'excitation et illustre certains aspects de la sommation d'influx restés obscurs jusqu'ici.

PROBLÈME STATISTIQUE DE LA SOMMATION D'INFLUX

Nous avons vu que le grand nombre d'unités fonctionnelles constituant un système itératif amène à considérer l'aspect statistique d'un tel problème.

Considérons un système itératif classique tel le réflexe médullaire croisé : il est mis en jeu par un grand nombre de fibres sensitives qui toutes ont une même chronaxie brève (L. et M. LAPICQUE (191), BREMER (34). De plus, LAPICQUE (191), puis MAZOUÉ (231) ont montré que les neurones intercalaires auxquels ces fibres se rendent ont une longue chronaxie. Or BREMER (32-38) suppose que ces derniers n'ont pas

tous rigoureusement cette même longue chronaxie ; autrement dit l'hétérochronisme entre les fibres sensibles et les neurones intercalaires intéressés dans un même réflexe varie légèrement parmi les neurones considérés. En outre BREMER (31-32-37), en étudiant la sommation d'influx dans un organe itératif *artificiel* (muscle curarisé), est arrivé à la même conclusion. Dans ce cas, comme cet auteur l'indique, les fibres musculaires ne sont pas également intoxiqués par le curare, leurs caractéristiques sont en conséquence inégales. Ces considérations justifient donc l'emploi des méthodes statistiques. Imaginons que les neurones intercalaires qui interviennent dans un réflexe soient, pour fixer les idées, de chronaxies comprises entre $3,85 \sigma$ et $6,25 \sigma$. Admettons que les fibres afférentes à ces neurones aient toutes mêmes chronaxies (par exemple $0,2 \sigma$) : donc ces neurones reçoivent des influx d'amplitudes et de durées égales (assimilés à des ondes rectangulaires durant $0,6 \sigma$). Ainsi, pour étudier ce réflexe, il faut prendre en considération, non pas une seule courbe de sommation, mais un grand nombre, de façon à couvrir la gamme des chronaxies ci-dessus, en supposant, ce qui est légitime, que les courbes de sommation les plus nombreuses se rapportent à des neurones de chronaxies moyennes. Autrement dit : on est conduit à admettre que les chronaxies des neurones sont distribuées selon une courbe de fréquence uninodale. Ceci posé, il est avantageux de simplifier le raisonnement en considérant, non pas une telle courbe de fréquence (de Gauss), mais un contour polygonal s'en rapprochant, conformément à la règle pratique suivie notamment en artillerie. Nous utiliserons ici le contour octogonal dont les côtés seront de longueur égale à l'écart médian et situés à des hauteurs proportionnelles aux « nombre des artilleurs ». Ainsi en supposant que nous ayons 100 neurones dont les chronaxies varient entre $3,85$ et $6,25 \sigma$, nous les répartirons inégalement selon 8 groupes correspondant à des chronaxies différentes, de la manière suivante :

Chronaxies en σ :	4,0	4,3	4,6	4,9	5,2	5,5	5,8	6,1
Nombre de neurones :	2	7	16	25	25	16	7	2

Par conséquent, il nous suffira de considérer 8 courbes de sommation se rapportant aux diverses chronaxies ci-dessus. Ces courbes de sommation d'influx ont le même intervalle optimum, car nous avons admis que les fibres afférentes à ces neurones étaient de chronaxies identiques (c'est-à-dire de

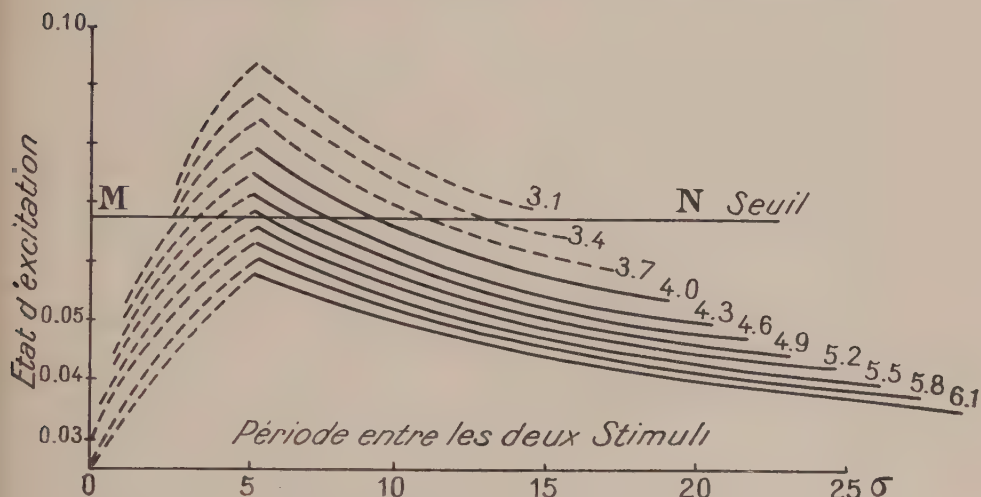


FIG. 56. — « Etats d'excitation » provoqués dans des neurones de chronaxies diverses, par deux influx afférents de même durée, en fonction de la période entre les deux stimuli appliqués sur le nerf centripète.

même période réfractaire, cela conformément aux résultats de L. et M. LAPICQUE (191) et de BREMER (34). La construction de ces courbes est aisée à partir des courbes d'addition latente que nous avons précédemment établies. Il s'agit, en effet, de calculer l'état d'excitation produit par deux stimuli de même amplitude et de même durée, dans des organes de chronaxies diverses, en fonction de la période séparant les stimuli. Il n'est pas nécessaire de calculer les éléments des 8 courbes ci-dessus, il suffit d'en construire quelques-unes et on peut interpoler graphiquement les autres de façon satisfaisante (fig. 56).

Comme ci-dessus, la portion pointillée des courbes correspond aux intervalles entre les stimuli, inférieurs à la période réfractaire relative des fibres afférentes.

Supposons que la ligne horizontale MN représente le seuil. On voit que, pour un intervalle donné entre les stimuli, l'état d'excitation correspondant à certains groupes de neurones sera supraliminaire. Les neurones de tous ces groupes répondront alors, et l'amplitude du réflexe sera proportion-

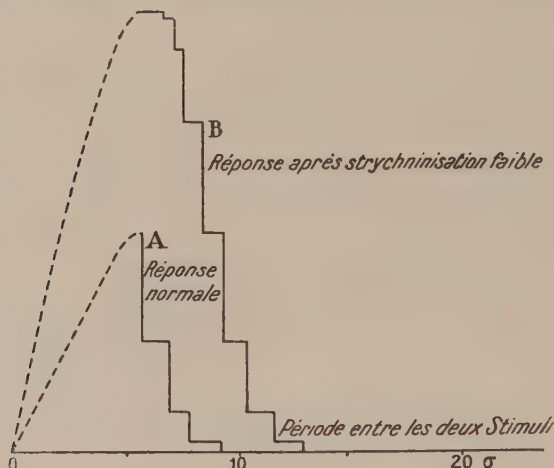


FIG. 57. — Allure de la secousse réflexe correspondant aux divers neurones, dont les « états d'excitation », en fonction de la période entre deux stimuli appliqués sur le nerf centripète, sont tracés fig. 56. L'amplitude de la réponse réflexe normale est proportionnelle au nombre des neurones dont les « états d'excitation » sont supérieurs au seuil MN (fig. 56). Ce nombre s'accroît sous l'effet de la strychnine, car celle-ci entraîne un resserrement et un relèvement des courbes de sommation de la figure 56.

nelle au nombre des neurones excités. Pour calculer cette dernière, en fonction de la période des deux stimuli, il suffit de considérer, pour chaque valeur de la période, les courbes qui sont supraliminaires : l'amplitude est proportionnelle à la somme des neurones correspondants. On voit que certaines courbes étant constamment sous-liminaires, les groupes de neu-

rones se rapportant à ces courbes ne seront pas excités, quel que soit l'intervalle entre les stimuli ; ce sont les neurones qui ont les chronaxies les plus élevées. Dans ce cas, l'amplitude de la réponse réflexe en fonction de l'intervalle des stimuli est indiquée par la figure 57A. Dans son ensemble, exception faite des discontinuités dues à la répartition arbitraire des neurones en des groupes insuffisamment nombreux, elle se rapproche des courbes expérimentales d'ECCLES et SHERINGTON (84) et de BREMER (33-34). On voit immédiatement que la courbe de la réponse réflexe en fonction de l'intervalle est dans son allure générale quasi superposable à la courbe de sommation correspondant à un neurone de chronaxie égale à la moyenne des chronaxies des neurones excités, ce qu'il fallait démontrer. L'amplitude de la réponse réflexe est donc, dans chaque cas, proportionnelle à la partie de « l'état d'excitation » (produit au sein d'un neurone de chronaxie moyenne) qui est supérieure au seuil L.

En outre, toutes choses égales d'ailleurs, il est évident que la courbe de l'amplitude du réflexe en fonction de l'intervalle est d'autant plus étalée que cette chronaxie moyenne est plus grande. Ceci est conforme aux résultats de BREMER (33-34) lequel trouve une courbe à deux sommets dans le réflexe ipsilatéral du triceps crural de la Grenouille. Cette double courbe se rapporterait à deux familles de neurones intercalaires de chronaxies très différentes correspondant à des voies réflexes distinctes. Le deuxième sommet rencontré pour de longs intervalles aurait trait aux neurones du réflexe croisé, car il est prépondérant dans ce cas. Or, KUPALOW (172) a montré que la chronaxie des neurones correspondant au réflexe croisé est environ le double de celle des neurones mettant en jeu le réflexe ipsilatéral ⁽¹⁾.

(¹) Notre raisonnement ne rend pas, dans ce cas, compte de ce deuxième sommet mais indique seulement un prolongement de la courbe vers les grands intervalles, ceci parce que nous avons supposé un même intervalle optimum (c'est-à-dire même période réfractaire pour toutes

MODIFICATION DE LA RÉPONSE RÉFLEXE PAR CERTAINS AGENTS

On sait que la strychnine agit sur les centres médullaires en modifiant l'allure des réflexes. Ceux-ci exigeant normalement la sommation de plusieurs influx pour entrer en jeu, fonctionnent, sous l'effet de la strychnine, à la suite d'un seul influx ; ils sont devenus du type « d'emblée ».

En outre, sous l'influence de la strychnine, l'amplitude de la réponse réflexe est considérablement augmentée. Or, L. et M. LAPICQUE (192) ont montré que la strychnine a pour effet de diminuer la chronaxie des nerfs.

BREMER et RYLANT (39-40-41) ont confirmé ce résultat mais, en outre, ils ont montré que les chronaxies les plus grandes sont bien plus diminuées par la strychnine que les petites. Ainsi la strychnine affecte peu les fibres centripètes mais agit surtout sur les neurones de chronaxie les plus élevées qui étaient précisément ceux qui étaient les moins soumis à l'action stimulante des influx afférents. Il s'agit donc d'une *réduction* de la gamme de chronaxies, laquelle, d'après notre raisonnement précédent, s'interprète par un resserrement des 8 courbes de sommation que nous avons considérées. Essayons de traduire numériquement ces faits. Nous allons d'abord chercher une relation qui rende compte de la réduction de la chronaxie d'autant plus importante que la chronaxie est elle-même plus élevée. La formule la plus simple consiste à admettre une proportionnalité directe entre le pourcentage de réduction

les fibres afférentes). C'est la présence de ce deuxième sommet qui a conduit Bremer (33) à admettre sur l'arc du réflexe croisé l'existence d'un neurone de chronaxie intermédiaire, donc de période réfractaire supérieure à celle des fibres afférentes. Ce neurone serait situé *avant* le neurone de grande chronaxie et sa chronaxie, tout en étant supérieure à celle des fibres centripètes, serait telle qu'il est excité par un *seul* influx. Ceci suppose que cette chronaxie est seulement 2 à 3 fois celle des fibres afférentes (Lapicque [179-187]).

chronaxie normale — chronaxie après strychnine

chronaxie normale

et la chronaxie normale ; ce qui peut s'écrire

$$\frac{C_{x_n} - C_{x_s}}{C_{x_n}} = a C_{x_n}$$

d'où

$$C_{x_s} = C_{x_n} (1 - a C_{x_n})$$

a étant un coefficient qui mesure, en quelque sorte, l'intensité de l'intoxication.

Appliquons cette formule aux chronaxies de nos 8 groupes de neurones en donnant à a la valeur 0,0375. On voit que le groupe ayant la plus grande chronaxie soit 6 σ 1 voit celle-ci diminuée de 23 %, tandis que les chronaxies les plus faibles soit 4 σ sont réduites de 15 %. Les autres groupes de neurones ont leurs chronaxies diminuées selon des pourcentages intermédiaires :

Chronaxies en σ	normales	4,0	4,3	4,6	4,9	5,2	5,5	5,8	6,1
	après strychnine	3,4	3,6	3,8	4,0	4,18	4,37	4,53	4,7
Nombre de neurones.		2	7	16	25	25	16	7	2

La gamme des chronaxies se trouve resserrée.

Construisons par interpolation graphique les courbes de sommation correspondant aux chronaxies ainsi modifiées par la strychnine. L'échelle des ordonnées de ces courbes n'est pas altérée car nous pouvons tenir pour négligeable l'action de la strychnine sur la durée des influx afférents ⁽¹⁾, étant donnée

⁽¹⁾ Il semble bien que l'allongement de la durée du potentiel d'action, observé par Auger et Fessard (5) sur des nerfs strychninisés, soit négligeable dans le cas des influx afférents considérés ici. En effet les modifications de la réponse réflexe s'obtiennent avec des doses de strychnine beaucoup plus faibles que celles nécessaires pour allonger le potentiel d'action d'un nerf. Toutefois, en admettant que la durée des influx afférents soit légèrement accrue par la strychnine, cela ne modi-

la très brève chronaxie des fibres centripètes. Admettons que l'état d'excitation correspondant au seuil n'a pas varié, tout au moins en première approximation (on sait, en effet, que la rhéobase d'un nerf modérément intoxiqué par la strychnine

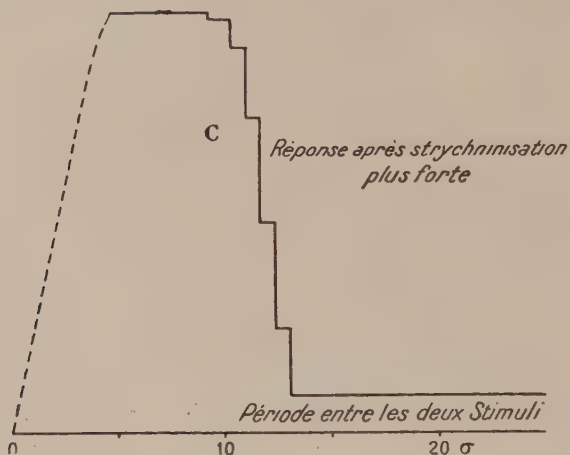


FIG. 58. — Allure de la secousse réflexe à la suite d'une strychninisation forte. Les courbes de la fig. 56 se resserrent et se relèvent notablement, ce qui entraîne notamment une augmentation d'amplitude de la secousse.

change peu en comparaison de la chronaxie). Nous pouvons donc maintenant établir, selon la méthode précédente, la courbe de la réponse réflexe en fonction de l'intervalle entre les stimuli portés sur le nerf, et ce, sous l'influence de la strychnine (fig. 57, courbe B).

De même nous pouvons tracer la même courbe pour une intoxication plus forte ($a = 0,0615$) les chronaxies extrêmes

fierait point le raisonnement que nous exposons ci-dessus. L'état d'excitation produit par les influx serait un peu augmenté, d'où l'échelle des ordonnées des courbes de sommation serait accrue. Un plus grand nombre de ces dernières deviendraient donc supraliminaires, accusant davantage le caractère « d'emblée » de la réponse réflexe.

sont respectivement réduites de 37,5 % et de 25 %, le resserrement des lois de sommation est encore plus grand (fig. 58, courbe c).

Chronaxies en σ	{	normales	4,0	4,3	4,6	4,9	5,2	5,5	5,8	6,1
		après strychnine	3,0	3,17	3,3	3,42	3,54	3,64	3,73	3,81
Nombre de neurones.	. . .		2	7	16	25	25	16	7	2

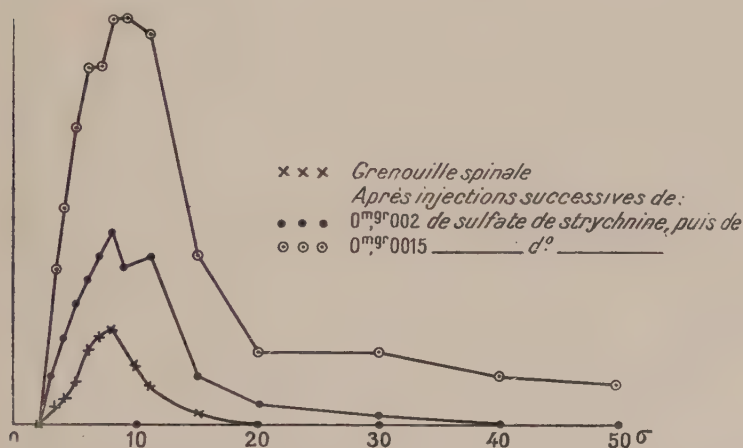


FIG. 59. — Expérience de BREMER (33). Amplitude de la secousse réflexe du triceps crural homolatéral, en fonction de l'intervalle entre les stimuli.

Ces diverses courbes illustrent convenablement les résultats expérimentaux de BREMER (33). En effet, l'amplitude de la réponse réflexe croît par l'action de la strychnine et quand la dose de strychnine est suffisante (courbe 3) une réponse réflexe commence à être obtenue même pour des intervalles très grands, ce qui indique que certains neurones ont vu leur chronaxie réduite de façon telle que le premier influx est efficace : le réflexe est devenu partiellement « d'emblée ».

Enfin, on retrouve sur les courbes 2, 3 et 4 ce que l'on remarque sur les courbes expérimentales de BREMER (33) (fig. 59) à savoir que la partie descendante des courbes 2, 3

et 4 est d'autant plus abrupte que la dose de strychnine a été plus forte, et cela en raison du resserrement de la gamme des chronaxies des divers neurones.

Nous pouvons aussi nous représenter ce qui se passe dans un cas symétrique de celui que nous venons de traiter, à savoir une action pharmacodynamique qui augmente la chronaxie de l'organe effecteur. Ce cas se trouve réalisé, par exemple, dans les expériences de BREMER (31-32-37) sur la sommation de deux influx nerveux dans un muscle curarisé : l'amplitude maxima de la secousse musculaire diminue au fur et à mesure que l'intoxication curarique est plus profonde. En effet, le curare augmentant de plus en plus la chronaxie des fibres musculaires [LAPICQUE, (187)], les courbes de sommation correspondant aux fibres diversement intoxiquées, tendent à descendre du haut en bas de la figure. Certaines de ces courbes arrivent à être sous-liminales, quel que soit l'intervalle envisagé, et ce sont d'autant moins de fibres musculaires qui se contractent, d'où diminution d'ampleur de la secousse du muscle.

Enfin, considérons le cas où l'hétérochronisme entre les neurones médullaires et les fibres centripètes peut être réduit par *augmentation* de la chronaxie de ces dernières. L. et M. LAPICQUE (191), MAZOUÉ (231) ont en effet obtenu le fonctionnement d'emblée du réflexe croisé en faisant agir sur les fibres afférentes soit la nicotine, soit le froid. Ces agents accroissent la chronaxie des fibres centripètes, c'est-à-dire la durée des influx, ce qui se traduit par une augmentation générale de l'état d'excitation de chaque neurone. Tout se passe alors comme si les ordonnées des courbes de sommation étaient multipliées par un même coefficient. Elles peuvent devenir alors supraliminales sur la totalité de leur parcours, ce qui illustre bien le phénomène.

Nous avons envisagé jusqu'ici les modifications de la réponse réflexe produites par les variations relatives des chronaxies des fibres centripètes et des chronaxies des neurones intercalaires. Or, il est évident que le niveau que doit atteindre

l'« état d'excitation » dans ces neurones pour que ceux-ci soient excités, peut être variable. Autrement dit, le « seuil » au sein des neurones intercalaires est certainement susceptible de variations, comme d'ailleurs les expériences de SHERRINGTON (280) le font présumer.

Pour illustrer cette hypothèse, reportons-nous à la figure 56. Supposons que la ligne horizontale MN représentant le niveau du seuil vienne occuper une ordonnée inférieure : la plupart des courbes de sommation deviendront supraliminales, le réflexe sera plus ample, son caractère « d'emblée » plus marqué. Mais les intersections des diverses courbes de sommation avec la nouvelle ligne MN se produiront alors vers la droite de la figure 56. En conséquence, la courbe de la réponse réflexe en fonction de la période des deux stimuli sera allongée. Ainsi on peut se faire une idée des modifications d'allure de la réponse réflexe que pourraient entraîner des variations de seuil. Nous verrons chapitre XIV les arguments d'après lesquels ces variations de seuil seraient la principale manifestation des phénomènes de subordination de LAPICQUE.

En résumé, si on admet que les caractéristiques des éléments effecteurs d'un système itératif, ne sont pas uniformes mais se distribuent autour d'une valeur moyenne, ce qui justifie l'emploi des méthodes statistiques, il suffit, pour déterminer la réponse globale de ce système, de calculer seulement l'« état d'excitation » produit au sein d'un élément de caractéristiques moyennes. En effet, nous avons vu que la hauteur de la réponse globale est approximativement proportionnelle à l'amplitude de cet « état d'excitation » *moyen* excédant une certaine valeur liminaire. Apparemment tout se passe comme si la loi du tout ou rien, vraie pour chaque élément effecteur, ne s'appliquait pas à l'ensemble de l'organe, celui-ci donnant une très petite réponse dès le seuil « moyen » atteint. La réponse croît au fur et à mesure que ledit seuil est dépassé car le nombre d'éléments effecteurs mis en jeu s'élève. Ces considérations simplifieront beaucoup les problèmes que nous allons envisager. Elles lèvent notamment l'objection récente

formulée par GILSON (139) et par BISHOP et HEINBECKER (21-22), contre la notion même de système itératif. Selon ces auteurs, il n'existerait pas de système réellement itératif, c'est-à-dire de système exigeant plusieurs influx pour entrer en jeu. En effet ils ont observé que le nombre d'influx nécessaires paraît diminuer au fur et à mesure que la méthode d'enregistrement des réponses est plus sensible, permettant ainsi de considérer comme liminaires des réponses de plus en plus petites : l'amplitude de la réponse paraît être liée au produit des influx par le nombre des fibres nerveuses actives.

Nous allons voir que les raisonnements que nous venons d'exposer permettent d'expliquer les observations de ces auteurs tout en conservant comme base la conception de la commande itérative.

SOMMATION DE PLUSIEURS INFLUX NERVEUX

Considérons en effet l'état d'excitation provoqué au sein d'un élément effecteur de caractéristiques moyennes par plusieurs influx également espacés. Pour cela reportons-nous aux figures 47 à 50 illustrant les diverses modalités de l'addition latente. Supposons, pour fixer les idées, que la chronaxie moyenne des éléments effecteurs soit 100σ , que les influx se succèdent à raison de 50 par seconde, et qu'ils soient équivalents à des stimuli rectangulaires durant 1σ . Nous pourrions ainsi construire la figure 60 qui représente l'état d'excitation dans l'élément effecteur de chronaxie moyenne au fur et à mesure que les influx se succèdent. Figurons le seuil sous la forme de la droite horizontale MN. Si cette droite est située à une ordonnée assez basse, nous voyons immédiatement qu'une petite réponse peut être obtenue au bout d'un très petit nombre de stimuli (par exemple 3). Mais lorsque le nombre des stimuli s'élève, l'état d'excitation moyen s'accroît, d'où le nombre d'éléments effecteurs actionnés augmente rapidement, et il en va de même pour l'amplitude de la réponse. Toutefois,

son maximum n'est atteint qu'au bout du nombre de stimuli nécessaire pour que l'état d'excitation atteigne lui-même sa pleine valeur (ici 24 stimuli).

Ainsi, si l'organe effecteur est composé d'un grand nombre d'éléments, comme c'est le cas de tous les systèmes à commande itérative (par exemple glande salivaire) (54) la différence entre l'amplitude de la réponse totale de l'organe et celle d'un seul élément peut être très grande. Il peut donc sembler, au fur et à mesure que l'on accroît la sensibilité de l'appareil enregistreur, qu'une réponse liminaire peut être obtenue par un nombre de plus en plus faible d'influx. Enfin il est évident que l'amplitude de la réponse est alors proportionnelle au nombre des stimuli appliqués sur le nerf

et au nombre des éléments effecteurs actionnés, c'est-à-dire proportionnelle sensiblement au produit : $\text{influx} \times \text{nombre de fibres nerveuses}$. Tout ceci illustre bien les observations de GILSON (139) et de BISHOP et HEINBECKER (22) et montre qu'elles sont parfaitement compatibles avec la notion de commande itérative, étant entendu que celle-ci s'applique exclusivement à chaque système élémentaire constitué par la fibre nerveuse et l'unité effective ou le territoire correspondant.

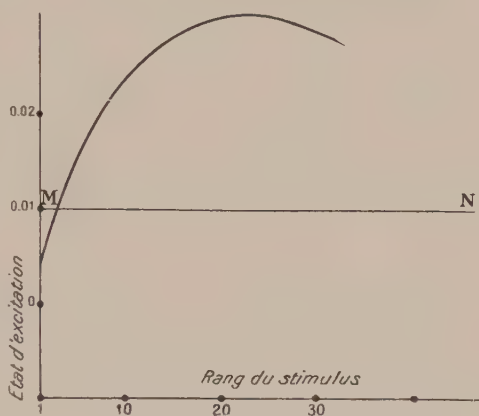


FIG. 60. — Etat d'excitation produit, dans un élément effecteur de chronaxie égale à 100σ , par des influx équivalents à des ondes rectangulaires durant 1σ , au fur et à mesure que ceux-ci se succèdent, à raison de 50 par seconde. En toute rigueur la courbe devrait être remplacée par une suite de points correspondants aux influx successifs.





CHAPITRE XI

Quelques modalités de l'inhibition centrale mises en évidence par le schéma de l'excitation



N admet depuis fort longtemps que le fonctionnement infiniment diversifié du système nerveux repose à la fois sur la mise en action (ou excitation) de certains de ses éléments, et sur la mise au repos (ou inhibition) de certains autres. Le mécanisme de l'inhibition, phénomène symétrique de l'excitation, a suscité diverses

théories que nous allons brièvement retracer en nous limitant aux plus récentes. Disons dès maintenant ce qui ressortira de notre étude, à savoir que l'inhibition semble produite, suivant le cas, selon divers mécanismes. Les théories qui s'appuient chacune sur un mécanisme défini ne s'excluent donc pas l'une l'autre.

KEITH LUCAS (228) a proposé l'hypothèse de travail suivant laquelle l'inhibition dans les centres dépendrait d'une propriété générale de la matière nerveuse. Cette propriété doit donc être décelable chez les nerfs et y être d'étude plus facile que dans les centres. C'est ainsi que LUCAS (228) a suggéré que l'inhibition centrale était analogue à l'inhibition dite de Wedensky observée sur les nerfs.

Selon KEITH LUCAS (227) ce dernier phénomène réside essentiellement dans la diminution de l'amplitude des influx

quand ceux-ci se suivent à un rythme suffisamment élevé, de telle sorte que chaque influx tombe dans la période réfractaire relative du précédent. On peut donc concevoir que certains neurônes soient excités quand le rythme des influx afférents est inférieur à une certaine fréquence et ne le soient plus (inhibition) quand la fréquence dépasse cette valeur.

SHERRINGTON, pour expliquer sa découverte de l'innervation réciproque, a été conduit à admettre que certaines fibres afférentes produisent dans les centres un « état d'inhibition » qui serait de même allure que l'« état d'excitation », mais de signe inverse, et par conséquent, l'état d'excitation ou d'inhibition dans les centres serait la somme algébrique de ces deux phénomènes.

Quant à la nature de cet état d'inhibition, FULTON (122), SAMOJLOFF et KISSELEFF (273) ont supposé qu'il s'agissait de la libération d'une substance chimique qui, une fois produite, tendrait à se détruire. Mais BREMER (35) conteste une telle nature chimique de l'état d'inhibition, étant donnée l'allure fugace du phénomène.

FORBES (111) a exposé dans une monographie les points de vue de KEITH LUCAS (228) et de ECCLES et SHERRINGTON (86), il a proposé récemment un mécanisme de l'inhibition centrale, basé sur la multiplicité des voies et sur la collision des influx dans ces voies. On sait en effet, de façon certaine (voir ERLANGER et GASSER) (95) que deux influx nerveux se propageant l'un vers l'autre, s'éteignent mutuellement au lieu de rencontrer.

Enfin, la théorie qui est confirmée chaque jour davantage par de nouveaux travaux et qui notamment rend compte de la plupart des phénomènes d'inhibition est celle proposée par LAPICQUE (181) et qui repose sur les changements d'aiguillages dans les voies nerveuses provoqués par des modifications de chronaxie. Nous laisserons de côté pour l'instant cette théorie, car le schéma de l'excitation, dans sa forme actuelle, ne peut rendre compte de ces variations de chronaxie d'origine centrale. Nous résumerons plus loin (chapitre XIV) les résultats

expérimentaux d'après lesquels ces modifications de chronaxie doivent être attribuées à des variations de la polarisation électrique des cellules nerveuses et nous indiquerons comment le schéma peut être modifié de façon à illustrer cette relation entre la polarisation et la chronaxie. Nous verrons que l'on peut prévoir le sens de la variation de ces variables qui entraîne l'inhibition.

Nous allons maintenant nous occuper de deux modes d'inhibition, l'un découvert par ECCLES et SHERRINGTON (85) et BREMER (35), l'autre qui est semblable dans ses manifestations à l'inhibition de WEDENSKY (292). En effet, ces deux modes découlent immédiatement du schéma de l'excitation tel que nous l'avons étudié jusqu'ici sans qu'il soit besoin de faire appel à des hypothèses accessoires.

INTERPRÉTATION DES EXPÉRIENCES DE BREMER SUR L'INHIBITION CENTRALE

BREMER (35) a fait une étude systématique de l'action inhibitrice (remarquée par ECCLES et SHERRINGTON) (85) d'influx afférents ipsilatéraux sur un réflexe également ipsilatéral. BREMER s'est adressé au réflexe ipsilatéral du triceps crural de la Grenouille. Ce réflexe, s'exécutant par l'intermédiaire de neurones à petite chronaxie, [KUPALOW (172)] deux stimuli, portés sur le sciatique et séparés par la durée optima imposée par la période réfractaire des fibres centripètes, suffisent à le provoquer. Or, si on fait précéder cette paire de stimuli réflexogènes par un stimulus unique, identique à ces derniers, on remarque que l'amplitude de la secousse réflexe diminue. Cette diminution est maxima pour un certain intervalle entre ce stimulus et la paire de stimuli réflexogènes. Le schéma de l'excitation rend compte de ce phénomène paradoxal car, à priori, on s'attendrait dans ces conditions à observer plutôt de la sommation que de l'inhibition.

Soient t' la durée des influx, ϵ l'intervalle (maintenu constant) entre les deux derniers, E l'intervalle variable entre le premier et le deuxième influx.

Considérons, comme précédemment, la différence de potentiel V_1 aux bornes du condensateur C_1 du schéma par exemple.

Sitôt après le premier influx nous avons :

$$V_1 = RI \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right).$$

Immédiatement après le deuxième :

$$V_1 = RI \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) + \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{E}{\tau_1}} e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right].$$

Enfin, après le troisième :

$$V_1 = RI \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) + \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{E}{\tau_1}} e^{-\frac{t'}{\tau_1}} + \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{E}{\tau_1}} e^{-\frac{E}{\tau_1}} e^{-\frac{2t'}{\tau_1}} \right].$$

Nous obtenons une équation analogue pour le condensateur C_2 du schéma et nous pouvons écrire l'expression de l'« état d'excitation » V consécutivement :

1° Au premier influx

$$V = RI \left(e^{-\frac{t'}{2,22 \text{ Cx}}} - e^{-\frac{t'}{13,3 \text{ Cx}}} \right);$$

2° Au deuxième

$$V = RI \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{2,22 \text{ Cx}}} \right) \left(1 + e^{-\frac{D}{2,22 \text{ Cx}}} \right) - \left(1 - e^{-\frac{t'}{2,22 \text{ Cx}}} \right) \left(1 + e^{-\frac{D}{13,3 \text{ Cx}}} \right) \right];$$

3° Au troisième influx :

$$V = RI \left\{ \left(1 - e^{-\frac{t'}{2,22 \text{ Cx}}} \right) \left[1 + e^{-\frac{T}{2,22 \text{ Cx}}} \left(1 + e^{-\frac{D}{2,22 \text{ Cx}}} \right) \right] - \left(1 - e^{-\frac{t'}{13,3 \text{ Cx}}} \right) \left[1 + e^{-\frac{T}{13,3 \text{ Cx}}} \left(1 + e^{-\frac{D}{13,3 \text{ Cx}}} \right) \right] \right\}.$$

Dans cette expression t' est égal à la durée des influx, T est égale à $t' + \varepsilon$ et est choisi égal à la période optima (qui dépend, nous l'avons vu, de la période réfractaire relative des fibres centripètes) et D n'est autre que $t' + E$. C'est seule-

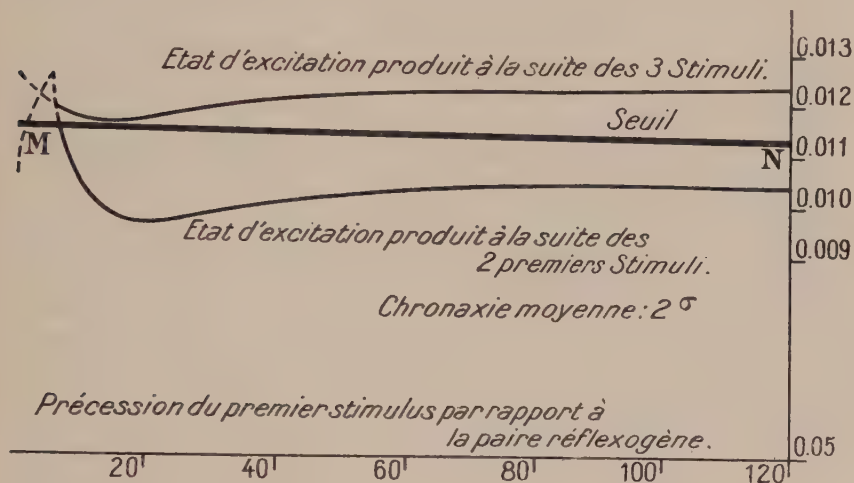


Fig. 61 (et 62-63). — Interprétation des expériences de Bremer sur l'inhibition centrale. Etat d'excitation central produit par une paire d'influx réflexogènes, en fonction de la précession variable d'un influx afférent supplémentaire, au sein de neurones de chronaxies diverses.

ment cette dernière quantité D ou période séparant le premier et le deuxième influx que nous ferons varier. Comme précédemment nous choisirons $t' = 0^{\circ},6$ et $T = 5^{\circ},4$, nous contentant ainsi d'assimiler l'influx à une onde rectangulaire durant 3 chronaxies. Rappelons que nous avons établi au chapitre précédent que l'amplitude de la réponse réflexe suit sensiblement la courbe de l'« état d'excitation » au sein d'un neurone intercalaire de chronaxie moyenne. L'amplitude de cette réponse en fonction de la période D nous sera donc donnée par la valeur de l'« état d'excitation » en fonction de cette même période. Nous ferons le calcul pour diverses valeurs de la chronaxie moyenne C_x .

Remplaçons donc dans la formule ci-dessus les symboles par les valeurs numériques correspondantes et attribuons à la chronaxie moyenne successivement les valeurs

2σ 4σ 10σ — (fig. 61-62-63)

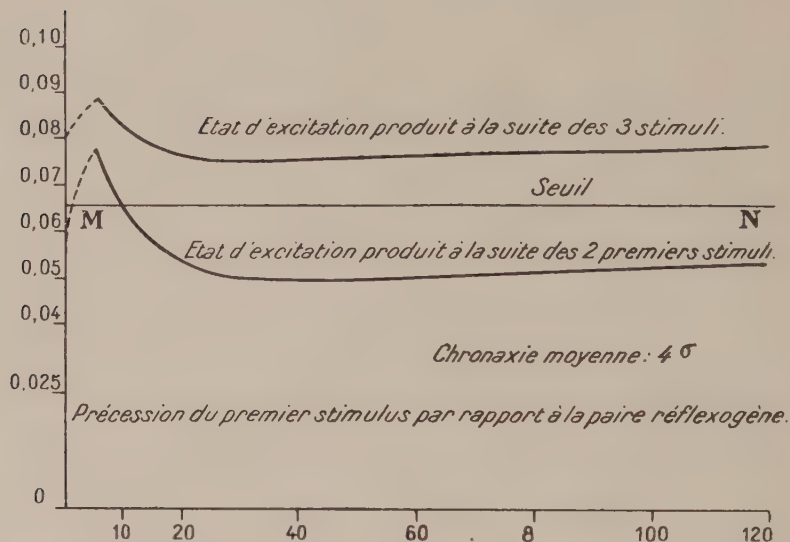


FIG. 62.

Dans chacune de ces figures le tracé supérieur représente l' « état d'excitation » après le troisième influx en fonction de la période D entre le premier et le deuxième influx. Le tracé inférieur se rapporte à l' « état d'excitation » après le deuxième stimulus en fonction de la même période D. La région droite (grandes valeurs de D) du tracé supérieur indique la valeur de l' « état d'excitation » correspondant à la paire isolée d'influx, tandis que la même région du tracé inférieur indique l' « état d'excitation » provoqué dans le centre par un influx unique. L' « état d'excitation », que ce soit celui après 2 ou 3 influx, est considéré maximum pour un intervalle égal à $5\sigma,4$ (intervalle optimum) et pour des périodes D inférieures, tend vers les valeurs correspondant respectivement à celui apporté par

un influx unique et par la paire d'influx (portion pointillée des courbes tracées à l'estimé). Dans ce cas, en effet, l'amplitude du deuxième influx est réduite car il survient durant la période réfractaire relative du premier.

On voit, d'après les figures ci-dessus, que l'« état d'exci-

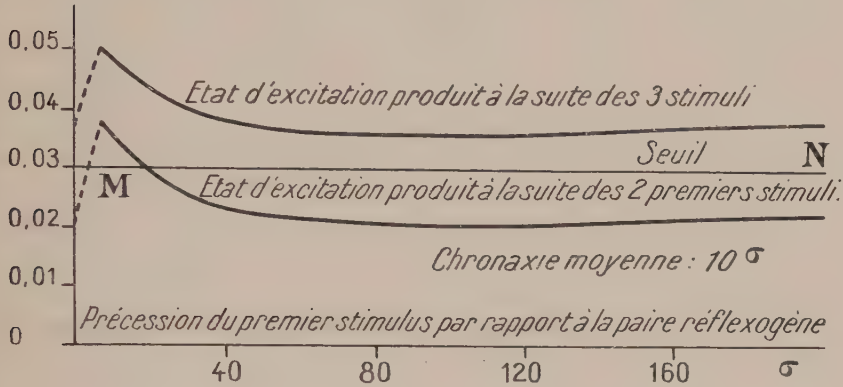


FIG. 63.

tation », sitôt après le troisième influx, est toujours supérieur à celui existant après le deuxième influx, sauf lorsque les neurones centraux ont une chronaxie moyenne peu élevée (par exemple 2σ) et pour un intervalle faible entre le premier et le deuxième influx (3 à 6σ).

Si nous admettons que le seuil est atteint pour un « état d'excitation » intermédiaire entre celui produit par un et celui provoqué par deux influx (trait plein horizontal MN), la hauteur de la secousse réflexe en fonction de la période entre le premier et le deuxième influx sera proportionnelle à la distance séparant ce trait du tracé le plus élevé, ceci conformément à ce qui a été établi au précédent chapitre.

Considérons d'abord le cas où la chronaxie centrale est assez brève (2σ) (fig 64), on peut admettre que l'amplitude de la secousse réflexe est peu modifiée quand le premier influx précède la paire formée par le deuxième et le troisième d'un intervalle inférieur à 6σ . Elle diminue rapidement pour des

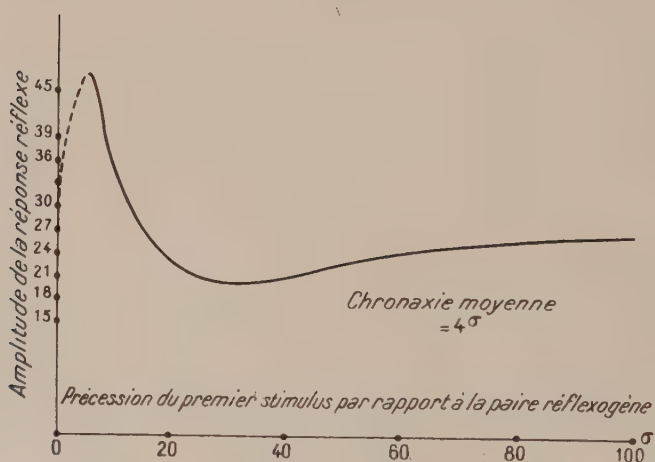
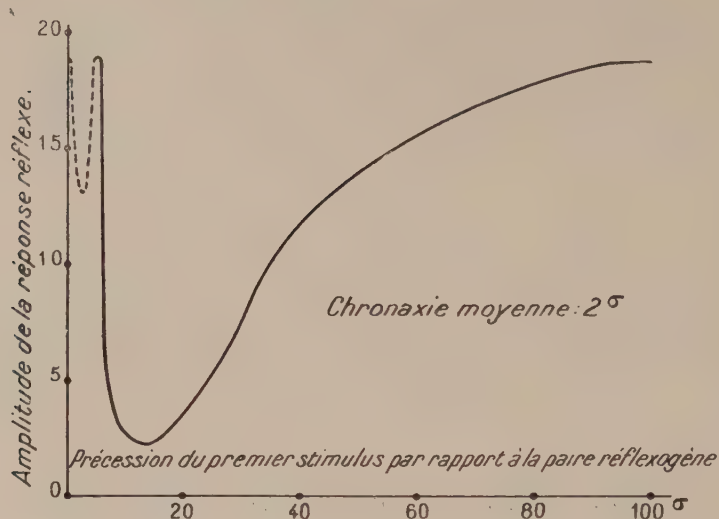


FIG. 64, 65 (et 66). — Interprétation des expériences de Bremer sur l'inhibition centrale. Amplitude de la secousse réflexe en fonction de la précession d'un influx afférent supplémentaire. Cette amplitude est proportionnelle à la portion de l'« état d'excitation » qui excède la droite MN des figures précédentes, laquelle représente le seuil. L'inhibition produite par l'influx supplémentaire est d'autant plus profonde que la chronaxie des neurones centraux est plus brève.

intervalles supérieurs pour atteindre un minimum vers 13σ . Ensuite, elle remonte graduellement pour ne retrouver pratiquement sa pleine valeur que vers 70σ .

Si la chronaxie centrale est plus élevée (4σ) (fig. 65), la

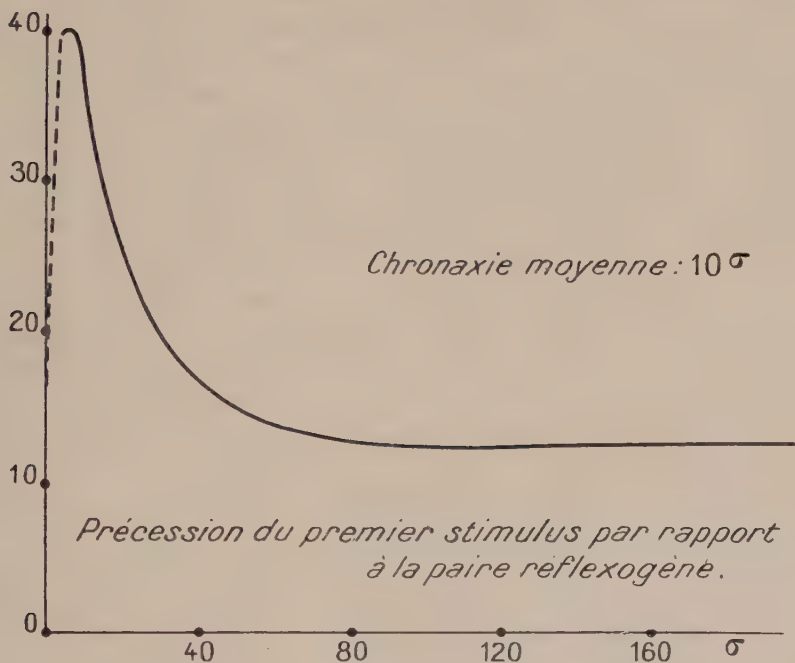


FIG. 66.

réponse réflexe est *accrue* pour les petits intervalles, elle passe par un minimum moins accusé pour un intervalle plus grand (32σ) et n'est à son amplitude limite qu'aux environs de 110σ .

Enfin si la chronaxie est encore plus grande (fig. 66) (10σ) la sommation est encore plus marquée pour les intervalles faibles, l'inhibition ne se manifeste ensuite qu'à un moindre degré et est maxima seulement vers 95σ .

Tout ceci est une assez fidèle interprétation des expériences de BREMER (35) (fig. 67) : Lorsque le réflexe examiné dépend

de neurônes à petite chronaxie, l'adjonction d'un influx supplémentaire à une paire d'influx réflexogènes produit essentiellement une inhibition qui atteint rapidement une valeur importante et se dissipe plus lentement ensuite. Si le réflexe est mis en jeu par des neurônes à chronaxie plus grande, ce qui donne, nous l'avons vu précédemment, une courbe de

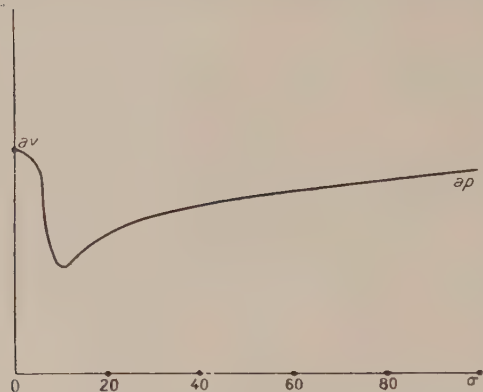


FIG. 37. — Expérience de BREMER (35). Inhibition de la secousse réflexe du triiceps crural de la Grenouille par un influx afférent supplémentaire. Ordonnées, hauteur de la secousse (*av.* avant, *ap.* après l'expérience), abscisses, précession de l'influx afférent supplémentaire.

sommation prolongée, (par exemple le réflexe croisé dont les neurônes sont effectivement de chronaxie plus longue que celle des neurônes du réflexe ipsilatéral) [KUPALOW (172)] l'effet inhibiteur du premier influx diminue et, au contraire, devient excitateur.

Ainsi se trouve expliqué un cas d'inhibition centrale sans qu'il ait été nécessaire de faire appel à un processus de signe

inverse à celui de l'excitation (tel l'antagonisme d'anions et de cations suggéré par BREMER) (36).

En outre, si on compare les courbes d'inhibition centrale ci-dessus à celles de la sommation par deux influx, on remarque que les premières sont considérablement plus étalées que les secondes, fait sur lequel BREMER (36) a insisté.

Accessoirement indiquons que les minima d'inhibition sont plus accusés encore si on attribue au rapport des deux constantes de temps du schéma d'excitation une valeur inférieure à 6, ce qui, nous l'avons vu au chapitre VIII, donne à l'état d'excitation une allure plus conforme à la réalité. Nous indiquons ce fait sans toutefois le démontrer par le calcul (ce

qui serait un peu long) car il semble apporter une confirmation indirecte aux résultats de nos expériences sur la forme de « l'état d'excitation ».

Enfin il faut noter que, d'après BREMER (35), la profondeur de l'inhibition étudiée ici est, en général, très variable d'un instant à l'autre. Il semble que la variabilité de ce phénomène doive être attribuée à des fluctuations du seuil des neurones intercalaires de même que celles-ci, d'après SHERINGTON (280) et comme nous l'avons discuté au chapitre précédent, peuvent être rendues responsables des variations d'allure et d'amplitude de la secousse réflexe. En effet les figures 61-62-63 montrent que l'inhibition produite est d'autant plus importante que le « seuil » est plus élevé, la hauteur de la secousse réflexe étant supposée proportionnelle à la distance entre la courbe de « l'état d'excitation » et la droite MN qui représente le seuil. Cette distance pouvant être très petite quand le seuil MN est assez élevé pour n'être que de peu inférieure au minimum de l'« état d'excitation », on conçoit que l'inhibition, très profonde dans ce cas, soit susceptible de diminuer beaucoup si le seuil MN vient à légèrement s'abaisser. Nous verrons plus loin (chapitre XIV) qu'il y a lieu de considérer ces variations de hauteur du seuil comme un phénomène de subordination.

L'INHIBITION DITE DE WEDENSKY

En 1885, WEDENSKY (292) a montré qu'en excitant de façon répétée une préparation neuro-musculaire, la réponse du muscle était profondément modifiée selon la fréquence des stimuli : une fréquence basse produisant un tétanos soutenu, tandis que si la fréquence s'élève le muscle ne donne plus qu'une brève secousse et se relâche complètement. D'ailleurs le phénomène avait déjà été indiqué par KRONECKER (170) et par BERNSTEIN (12). Son existence a été confirmée ensuite par ROTH (265), par BOEHM (25), HOFFMANN (155) et plus récemment BREMER

et TITECA (42), ont remarqué qu'il était d'autant plus net que le muscle était plus profondément curarisé.

KEITH LUCAS (227) a, comme nous l'avons vu, démontré que l'effet de Wedensky pouvait dépendre du fait qu'aux rythmes élevés de stimulation l'amplitude des influx nerveux est inférieure à la normale. Mais KATO (163), BREMER et TITECA (42) ont récemment indiqué l'existence d'un phénomène en tout point identique à celui de WEDENSKY, à des fréquences suffisamment basses pour n'entraîner aucune subnormalité des influx. De plus, GILSON et PEUGNET (140) ont montré qu'un lambeau de myocarde excité *directement* par des stimuli réitérés ne donne qu'une seule contraction c'est-à-dire un phénomène de Wedensky typique. Or on ne peut ici invoquer la « subnormalité » des chocs d'induction. Le phénomène de Wedensky ne peut donc être expliqué dans tous les cas par la relation entre l'amplitude de la réponse électrique du nerf et la fréquence de stimulation. Il semble que l'explication doive être recherchée comme étant la conséquence de l'allure prise par l'« état d'excitation » de l'organe étudié sous l'effet de stimuli réitérés. Nous sommes donc amenés à voir si l'addition latente ne rendrait point compte du phénomène.

L'étude de l'addition latente d'après notre schéma de l'excitation montre qu'il en est bien ainsi. En effet considérons les figures 47 à 50 où est représenté l'état d'excitation en fonction du rang des stimuli successifs : nous avons remarqué, et c'est la principale nouveauté offerte par le schéma, qu'au fur et à mesure que les stimuli arrivent, l'état d'excitation croît, *passé par un maximum* et redescend vers une valeur limite. Donc si le seuil est compris entre la valeur maxima et cette valeur limite, la réponse de l'organe ne sera que temporaire. Elle sera permanente (tétanos) si le niveau du seuil est inférieur à la valeur limite. C'est donc cette dernière valeur qu'il faut préciser. Cela est très facile car nous avons établi que l'état d'excitation est la différence de deux séries qui convergent par la

formule simple :
$$\frac{1}{1 - \frac{1}{q}}$$

En conséquence, la valeur limite de l'état d'excitation est :

$$V = RI \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{2,22 \text{ Cx}}} \right) \frac{1}{1 - e^{-\frac{T}{2,22 \text{ Cx}}}} - \left(1 - e^{-\frac{t'}{13,3 \text{ Cx}}} \right) \frac{1}{1 - e^{-\frac{T}{13,3 \text{ Cx}}}} \right]$$

t' = durée du stimulus ;

T = période des stimuli.

Cette valeur limite de l' « état d'excitation » est toujours *inférieure* à l' « état d'excitation » produit par un stimulus *unique*.

Nous aurons un phénomène de WEDENSKY quand le seuil sera compris entre la valeur maxima et cette valeur-limite ; l'existence de ce phénomène sera directement liée à l'écart entre ces deux valeurs. Nous allons donc, d'après nos familles de courbes d'addition latente, construire les relations entre la valeur maxima et la valeur limite en fonction de la période entre les stimuli et pour des stimuli dont les durées sont des fractions diverses de la chronaxie. Nous considérons, ce qui revient au même, les chronaxies comme paramètre variable (multiple de la durée du stimulus). De même nous n'envisageons pas, comme précédemment, la période comme étant un multiple $\left(\frac{T}{Cx}\right)$ de la chronaxie mais la *période* comme étant multiple $\left(\frac{T}{t'}\right)$ de la durée t' du stimulus. Enfin, comme la variable expérimentale la plus importante dans le phénomène de WEDENSKY est évidemment la fréquence, nous porterons en abscisse l'inverse de l'expression ci-dessus, soit $\left(\frac{t'}{T}\right)$, qui équivaut à : $t'F$ (F = fréquence). En conséquence de ces conventions nous construirons les courbes de l'état d'excitation maximum et de l'état d'excitation limite en fonction de la fréquence

avec comme paramètres la chronaxie et la durée t' du stimulus. Ceci nous donnera une famille de courbes (fig. 68).

On voit que, pour une chronaxie donnée, l'état d'excitation maximum et l'état d'excitation limite ont même valeur quand $\frac{t'}{T} = 0$ c'est-à-dire quand la fréquence est très petite. Les courbes correspondantes divergent quand augmente la fréquence. L'écart entre les deux courbes, quelle que soit la chronaxie, croît quand $\frac{t'}{T}$ s'élève, c'est-à-dire quand la fréquence grandit l'effet WEDENSKY devient plus probable car le seuil a d'autant plus de chances d'être compris entre l'« état d'excitation » maximum et l'état-limite. Il est même *certain*, quand la fréquence est telle que les stimuli sont tellement près les uns des autres qu'ils tendent à agir comme un courant constant ($\frac{t'}{T} = 1$). En effet, la stimulation par courant constant est un cas WEDENSKY limite car l'excitation ne se produit qu'à l'établissement ou à la rupture et non pendant le passage du courant. D'après ce dernier raisonnement, nous sommes autorisés à prévoir une excitation lorsque cesse la stimulation répétée par des stimuli aussi rapprochés : or, c'est bien ce qu'ont observé GILSON et PEUGNET (140) sur un lambeau de myocarde excité *directement* selon un rythme élevé.

Considérons maintenant une fréquence donnée mais plus basse (zone gauche de la figure 68). Si la chronaxie est brève les deux courbes sont en haut de la figure et probablement supraliminaires, l'organe répond alors continuellement (tétanos). Si la chronaxie est plus considérable, l'ensemble des deux courbes ci-dessus se déplace de haut en bas et peut arriver à enserrer le seuil (d'où effet WEDENSKY). Enfin, si la chronaxie s'élève encore, les deux courbes descendent plus bas encore et deviennent sous-liminaires, l'organe ne répond plus.

Tout ceci se rapporte à des stimuli appliqués directement sur l'organe. Mais, à part le fait signalé par GILSON et PEUGNET (140), que nous avons rattaché au phénomène de WEDENSKY,

celui-ci s'observe sur des organes stimulés par l'intermédiaire de leurs nerfs. Comme d'habitude, nous obtiendrons une approximation suffisante dans ce cas en considérant les influx comme des ondes rectangulaires durant trois chronaxies. En conséquence, nous pouvons raisonner sur la figure 68 en ne tenant

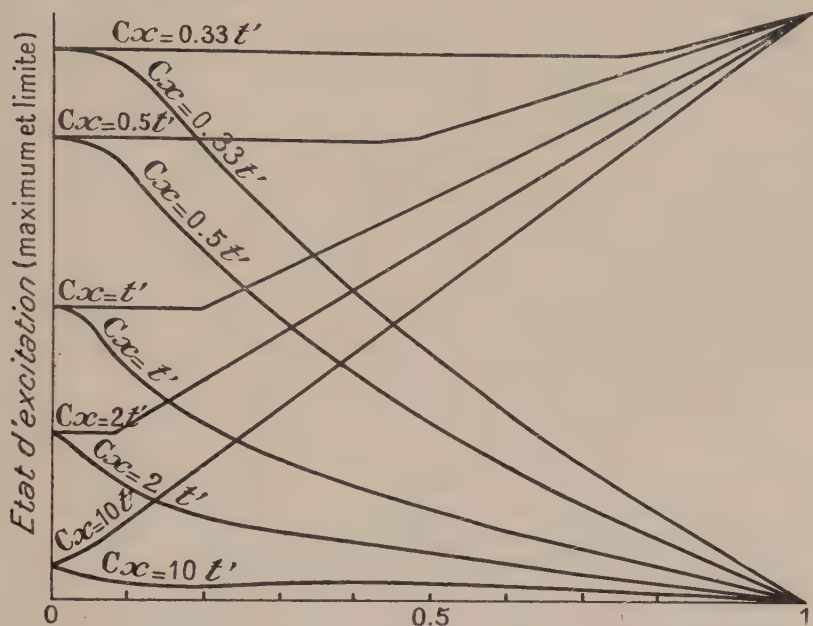


FIG. 68. — Interprétation de l'inhibition de Wedensky. Valeur maxima et valeur limite de l'état d'excitation produit, au sein d'organes de chronaxies diverses, par des stimuli rectangulaires réitérés selon une fréquence variable (portée en abscisses).

compte toutefois que de la partie correspondant à des intervalles supérieurs à la période réfractaire relative ($T > 27Cx$ c'est-à-dire $\frac{t'}{T} < \frac{3}{27} < 0,11$). Pour cela construisons la partie gauche de la figure 68 à une plus grande échelle (fig. 69). Pour des intervalles plus petits, traçons alors à l'estime les courbes (pointillé, fig. 69), en considérant que toutes ces courbes d'état d'excitation se rapprochent de zéro quand l'intervalle tend vers

la période réfractaire absolue que l'on peut fixer vers 9 chronaxies (d'où $\frac{t'}{T} = 0,33$). L'examen de la figure 69 renseigne immédiatement sur les conditions nécessaires à la production de l'effet WEDENSKY.

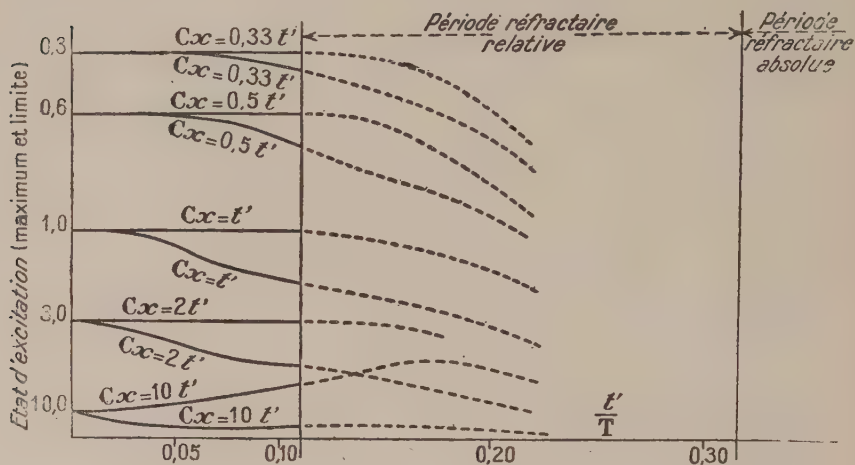


FIG. 69. — Interprétation de l'inhibition de Wedensky. Valeur maxima et valeur limite de l'état d'excitation produit, au sein d'organes de chronaxies diverses, par des influx nerveux réitérés selon une fréquence variable (portée en abscisses).

1° L'effet WEDENSKY est d'autant plus probable que la fréquence est plus élevée. Ceci est conforme à la réalité physiologique ;

2° Dans la zone des fréquences basses on voit que les courbes se séparent d'autant plus rapidement que la chronaxie de l'organe est un multiple plus élevé de la durée de l'influx afférent. Donc la probabilité de l'effet de WEDENSKY croît quand l'hétérochronisme entre le nerf et l'organe devient plus grand. Ceci illustre bien les résultats anciens de BOEHM (25) et ceux récents de BREMER et TITECA (42) d'après lesquels l'inhibition de Wedensky est d'autant plus marquée que l'intoxication curarique du muscle est plus profonde, c'est-à-dire d'autant plus

accusée que la chronaxie du muscle est plus accrue par le curare ⁽¹⁾.

En outre, le fait que l'hétérochronisme conditionne l'effet de Wedensky, n'exclut pas la possibilité d'un tel effet chez le complexe nerf-muscle à l'état normal, où on l'observe parfois. En effet, bien que le nerf et le muscle aient alors même chronaxie [LAPICQUE (187)], il existe, comme nous l'avons établi au chapitre IX, une différence notable entre la durée de l'état d'excitation chez le muscle et celle de l'influx nerveux, celui-ci étant environ 5 fois plus bref que celui-là, ce qui peut être suffisant pour obtenir l'inhibition de WEDENSKY ⁽²⁾.

3° Le schéma rend également compte des phénomènes observés lors de la stimulation par fréquence de plus en plus grande. En effet, si les deux courbes sont supraliminaires pour les fréquences basses, on voit qu'il peut arriver qu'on obtienne l'inhibition de WEDENSKY pour une fréquence plus élevée à cause de la divergence des courbes. Enfin, si on accroît davantage la fréquence, on n'obtient plus d'excitation, car on tombe dans la région de la figure 69 (courbes pointillées) où les influx sont subnormaux.

C'est en effet seulement pour des fréquences élevées, correspondant à des intervalles entre les stimuli inférieurs à la période réfractaire relative que le mécanisme de l'inhibition de WEDENSKY repose, comme le voulait LUCAS (227) sur la subnormalité des influx. La théorie de LUCAS est donc insuffisante

(1) Réciproquement ce fait nous paraît de nature à confirmer une fois de plus l'augmentation de chronaxie musculaire par le curare.

(2) La probabilité de l'inhibition de Wedensky sur le complexe nerf-muscle normal est en tous cas assez faible. En effet, la durée de l'influx nerveux t' qui est égal à 3 fois la chronaxie nerveuse est aussi égale à 3 chronaxies musculaires. Les courbes de la figure sont donc celles correspondant à $C_x = 0,33 t'$. Elles sont situées vers le haut de la figure et divergent fort peu, indiquant par là une probabilité d'inhibition fort réduite. Pour que cette dernière se produise il faut en effet que l'influx unique soit juste supraliminaire, c'est-à-dire qu'il est nécessaire que le niveau du seuil soit assez élevé et fort voisin de l'origine des deux courbes.

et le schéma de l'excitation la complète en étendant le domaine de l'inhibition de WEDENSKY aux fréquences basses, ce qui peut servir à élucider certains phénomènes comme l'atonie curarique. En effet, BREMER et TITECA (42) ont montré que le tonus musculaire de décérébration diminue avec le curare et que, parallèlement à l'atonie curarique, des influx moteurs que l'on fait se succéder à la fréquence indiquée pour les influx toniques par ADRIAN et BRONCK (1), DENNY-BROWN (73), mettent en jeu un phénomène de WEDENSKY typique : (contraction brève puis relâchement).

L'atonie curarique semble donc être due à ce que le train continu d'influx toniques donne dans les fibres musculaires curarisées un état d'excitation limite inférieur à la valeur liminaire. Or, dans ces conditions, les secousses réflexes s'exécutent normalement. BREMER et TITECA (42) jugent ce fait paradoxal si on suppose que l'atonie curarique est causée par un blocage des influx toniques : en effet, les influx moteurs ayant une fréquence du même ordre que celle des influx toniques devraient eux aussi être bloqués. Ce paradoxe n'existe pas, car selon les conclusions que nous avons exposées, les influx toniques sont inefficaces chez un muscle curarisé, non pas en raison d'un blocage quelconque, mais bien parce qu'ils provoquent dans les fibres musculaires intoxiquées un état d'excitation permanent sous-liminaire. Donc des influx moteurs réflexes survenant dans des fibres musculaires motrices jusqu'à en repos ⁽¹⁾ pourront toujours y produire un accroissement transitoire de l'état d'excitation pouvant donner lieu à une réponse. Ce n'est que si le train d'influx moteur se prolongeait qu'il deviendrait inefficace, portant alors l'état d'excitation à une valeur limite sous-liminaire, d'où blocage apparent.

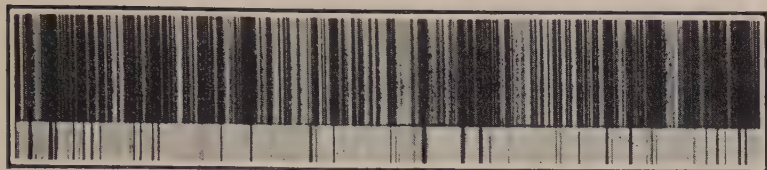
(¹) En effet, selon Denny-Brown (73), les fibres musculaires toniques et motrices sont spécialisées, c'est-à-dire que les fibres responsables du tonus sont autres que les fibres motrices.

ESSAI D'EXPLICATION DU REBONDISSEMENT DE LA SECOUSSE RÉFLEXE
À LA SUITE DE LA CESSATION DE L'INHIBITION

Nous avons dit que ECCLES et SHERRINGTON (86) avaient été conduits à admettre que certaines fibres afférentes produisent dans les centres un « état d'inhibition » d'allure semblable, au signe près, à celle de l'« état d'excitation » provoqué par les autres fibres. Selon ECCLES et SHERRINGTON (86) cet état « état central d'inhibition » obéit aux mêmes lois de sommation que l'« état d'excitation » et, ce qui, outre son signe, le différencie essentiellement de ce dernier, c'est que jamais, quelle que soit sa valeur, il ne donne naissance à des influx. Si donc on parvenait à renverser le signe de l'« état d'inhibition » on obtiendrait un « état d'excitation » capable d'engendrer des influx moteurs. Or, considérons l'« état d'excitation » illustré par le schéma comme donnant une image de l'« état d'inhibition » au signe près. Que va-t-il se passer si des influx nombreux et rapprochés se dirigent vers le centre ? L'« état d'inhibition » croîtra, passera par un maximum et tendra vers une faible valeur. Supposons que le train d'influx cesse brusquement, l'« état d'inhibition » diminuera brusquement, *changera de signe*, passera par un maximum *négatif* pour redevenir nul ensuite. C'est dire que l'« état d'inhibition » est devenu, de manière transitoire, un état d'excitation lequel peut donner lieu d'autant plus facilement à une réponse que l'« état d'inhibition » provoqué par les influx afférents aura été lui-même plus profond ⁽¹⁾. Ceci est exactement ce que SHERRINGTON (279-280) a observé : la faradisation de fibres inhibitrices diminue l'amplitude de la contraction réflexe, mais celle-ci s'exagère temporairement (rebound) au-delà de la normale dès que cesse la faradisation inhibitrice et cela d'autant plus que ladite faradisation a été plus intense.

(1) En effet, si les influx afférents sont près les uns des autres, ils tendent, comme nous l'avons vu, à produire un état d'excitation se rapprochant de celui provoqué par un courant constant. La cessation brusque du train d'influx, comme la rupture du courant, produit un état d'excitation transitoire de signe *inverse*.





CHAPITRE XII

Interprétation de la phase réfractaire relative Variation des paramètres de l'excitabilité au cours du cycle cardiaque



NOUS venons de voir que notre schéma de l'excitation était capable d'illustrer un grand nombre de phénomènes. Sa supériorité sur toutes les tentatives théoriques précédente réside dans le fait qu'il tient compte implicitement des modalités de l'excitation d'ouverture. Il montre en effet, ce qui est essentiel, qu'un « état d'excitation » positif est donné par tout stimulus mais que dès cessation de ce dernier l'« état d'excitation » après une phase de décroissance devient temporairement négatif.

Ainsi par un stimulus bref (chapitre II) l'état d'excitation croît très rapidement, puis baisse plus graduellement pour atteindre zéro au bout d'un temps égal au « temps utile ». Nous avons montré que cette phase conditionnait la plupart des phénomènes de sommation. Mais ensuite, et c'est là le point important, l'« état d'excitation » ne reste pas nul, mais change de signe, passe par un maximum négatif après un temps égal au double du temps utile et enfin revient fort lentement au zéro (fig. 70 A). Comme nous l'avons vu, cette deuxième phase rend compte des modalités de l'excitation d'ouverture et permet d'expliquer certains phénomènes d'inhibition. Tout ceci,

ainsi que nous l'exposerons plus loin, est essentiellement conforme aux résultats expérimentaux de GILDEMEISTER (137-138) et surtout à ceux d'ERLANGER et BLAIR (91-92). Ces auteurs ont en effet remarqué qu'à la suite d'un stimulus bref l'excitabilité d'un nerf était tout d'abord accrue puis ensuite déprimée transitoirement. Mais ERLANGER et BLAIR (91-92) ont observé un fait *nouveau* : si un stimulus, de sens inverse (c'est-à-dire ano-

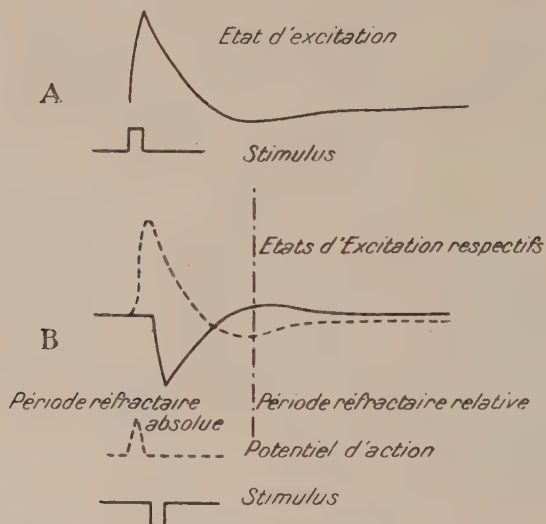


FIG. 70. — A « Etat d'excitation » produit par un stimulus cathodique bref ; B « Etats d'excitation » respectivement produits par le potentiel d'action et par un stimulus anodique bref suivant ce dernier. La période réfractaire relative correspond à un « état d'excitation » négatif laissé par le potentiel d'action. Cet état d'excitation peut être sensiblement annulé par un stimulus anodique suivant de près le potentiel d'action, d'où réduction de la durée de la phase réfractaire relative.

dique) de celui qui normalement produirait l'excitation, est appliqué au nerf durant sa phase réfractaire absolue, la phase réfractaire *relative* du nerf peut être extrêmement raccourcie. Ces auteurs ont donc admis que le potentiel d'action du nerf se comportait comme un stimulus bref, et intense, laissant

après lui une dépression transitoire de l'excitabilité, laquelle dépression n'est évidemment visible que lorsque la phase réfractaire *absolue* est écoulée (fig. 70 B). Or, notre schéma rend évidemment compte de ce fait : si on superpose à un stimulus bref un autre de signe inverse, les « états d'excitation » opposés produits par ces deux stimuli se composeront et, bien entendu, la phase de dépression correspondant au premier pourra être abolie. Cela d'autant mieux que le deuxième stimuli sera plus rapproché du premier.

Donc, par analogie, avec ce résultat d'ERLANGER et BLAIR nous pouvons assimiler la période réfractaire *relative* à la fin de la période de dépression de l'« état d'excitation » provoqué par le potentiel d'action considéré comme un stimulus.

Ceci admis, nous pouvons essayer de chercher l'expression numérique des paramètres de l'excitabilité au cours de la phase réfractaire relative d'un organe ayant normalement une réponse rythmique tel que le cœur.

VARIATION DES PARAMÈTRES DE L'EXCITABILITÉ AU COURS DU CYCLE CARDIAQUE

On sait qu'au cours du cycle cardiaque il existe durant une partie de la systole une phase réfractaire absolue, à la suite de laquelle le cœur redevient progressivement excitable (période de reconstitution). Or, DUBUISSON (80), puis FREDERICQ et GUÉBEN (120) ont remarqué que pendant la période de reconstitution du cœur, les paramètres de l'excitabilité de cet organe ne sont pas constants. Au début de cette période la rhéobase et la chronaxie sont toutes deux plus grandes que dans les instants qui précèdent une nouvelle systole.

A la suite des faits signalés par ERLANGER et BLAIR il nous est venu à l'esprit que la période de reconstitution du cœur correspondrait à la fin de la période de dépression *négative* de l'« état d'excitation » lequel serait provoqué par les phénomènes électriques accompagnant la systole cardiaque. Tout se

passerait en effet comme si ces phénomènes électriques agissaient comme un stimulus intense, laissant à leur suite un fort « état d'excitation » dont la phase négative aurait ainsi une valeur notable. Cette phase négative ne serait évidemment décelable qu'après la fin de la période réfractaire *absolue*.

Si nous admettons que les phénomènes électriques accompagnant la systole se comportent comme un stimulus d'intensité I_0 et de durée t' , l'« état d'excitation » produit par ceux-ci, à un instant t après la cessation de ce stimulus, nous serait donné par la formule 12, chapitre II :

$$V = RI_0 \left[\left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{\tau_1}} - \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) e^{-\frac{t}{6\tau_1}} \right].$$

Cet « état d'excitation » devient négatif dès que t excède le « temps utile ». Si donc, à un instant t'' supérieur au temps utile nous appliquons un courant continu d'intensité I le cours de l'« état d'excitation » sera modifié. Il est aisé d'établir que son expression est alors :

$$V = RI \left(e^{-\frac{t}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right) + RI_0 \left(1 - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) e^{-\frac{t''}{\tau_1}} e^{-\frac{t}{\tau_1}} - RI_0 \left(1 - e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} \right) e^{-\frac{t''}{6\tau_1}} e^{-\frac{t}{6\tau_1}}.$$

Comme il était prévu, l'amplitude maxima positive de l'« état d'excitation » est plus faible que celle qui serait obtenue à la suite du courant I en l'absence de tout « état d'excitation » négatif initial.

Pour fixer les idées, considérons un cœur de Grenouille. Un tel organe a une chronaxie d'environ 3σ [M. LAPICQUE et VEIL (208)] donc un temps utile de près de 30σ .

Admettons en outre : 1° que les diverses manifestations électriques parallèles à la systole durent en tout 100σ et puissent être assimilées à un stimulus rectangulaire de même durée, ce qui est évidemment une très grossière approximation : 2° que le rythme soit de 1 battement par seconde et que

la systole dure 400 σ ce qui fixe la période de reconstitution à environ 600 σ .

Dans ces conditions les différents coefficients numériques de la formule ci-dessus deviennent :

$$\tau_1 = 13^{\circ},9.$$

t'' , intervalle entre l'application du courant continu et la cessation des phénomènes électriques spontanés du cœur, supposés durant 100 σ , est au moins égal à 400-100 soit 300 σ , c'est-à-dire notablement supérieur à la phase réfractaire absolue et au « temps utile ». D'où l'« état d'excitation » laissé par les phénomènes électriques du cœur est alors dans la fin de sa période négative. En outre $e^{-\frac{t''}{\tau_1}}$ est toujours négligeable vis-à-vis de $e^{-\frac{t''}{6\tau_1}}$. La formule qui donne l'« état d'excitation » sous l'effet de l'application d'un courant I se simplifie donc et s'écrit :

$$V = RI \left(e^{-\frac{t}{6\tau_1}} \right) - 0,699 RI_0 e^{-\frac{t''}{6\tau_1}} e^{-\frac{t}{6\tau_1}}.$$

La loi d'excitation : intensité I en fonction de la durée de passage t , est donc :

$$I = \frac{\frac{L}{R} + 0,699 I_0 e^{-\frac{t''}{6\tau_1}} e^{-\frac{t}{6\tau_1}}}{e^{-\frac{t}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}}}.$$

Elle s'écarte d'autant plus de la loi ordinaire établie chapitre II que : 1° le courant est appliqué au bout d'un intervalle t'' plus court, c'est-à-dire plus près du début de la période de reconstitution du cœur ; 2° l'« état d'excitation » laissé par les phénomènes électriques du cœur est plus considérable (I_0 grand). Ceci peut être précisé numériquement.

Supposons qu'un courant I, égal à l'unité, produise, en l'absence de tout « état d'excitation » préalable, l'« état d'ex-

citation dont l'amplitude maxima est égale au seuil et posons :
 $I_0 = 32$. Ceci conduit à l'expression

$$I = \frac{0,583 + 22,4 e^{-\frac{t''}{83,5}} e^{-\frac{t}{83,5}}}{e^{-\frac{t}{83,5}} - e^{-\frac{t}{13,9}}}.$$

Donnons à t'' des valeurs croissantes supérieures à 300σ et résolvons cette équation par des procédés graphiques. Le minimum du deuxième membre nous fixera la rhéobase et la durée t qui vérifiera cette équation, pour une intensité double de la rhéobase, nous donnera la chronaxie. Voici un tableau de quelques valeurs de la rhéobase et de la chronaxie en fonction de l'intervalle t'' . Ce dernier peut être exprimé en fonction de la période de reconstitution, celle-ci commençant quand

$$t'' = 1000 - 600 - 100 = 300 \sigma$$

et étant terminée quand $t'' = 1000 - 100$ soit 900σ .

t' en σ	Fraction de la période de reconstitution	Rhéobase en valeur relative	Chronaxie en fraction du temps utile
834	0,890	1,2	0,23
584	0,472	1,5	0,25
342	0,070	2,78	0,295
316	0,027	4,44	0,32
300	0,000	9,10	0,365

Les variations des paramètres de l'excitabilité sont plus complètement illustrées par la figure 71. Elles sont de même sens que celles observées par DUBUISSON (80) et FRÉDÉRICQ et GUÉBEN (120). La figure 71 montre, conformément aux conclusions de DUBUISSON (80) que les paramètres de l'excitation du cœur varient beaucoup plus au début de la période de reconstitution que vers la fin et que, pour que ceux-ci soient déterminés

avec une précision acceptable, la mesure doit en être effectuée durant les deux derniers tiers de la période de reconstitution.

Bien entendu, le raisonnement que nous venons d'exposer n'est sans doute qu'une approximation assez éloignée de

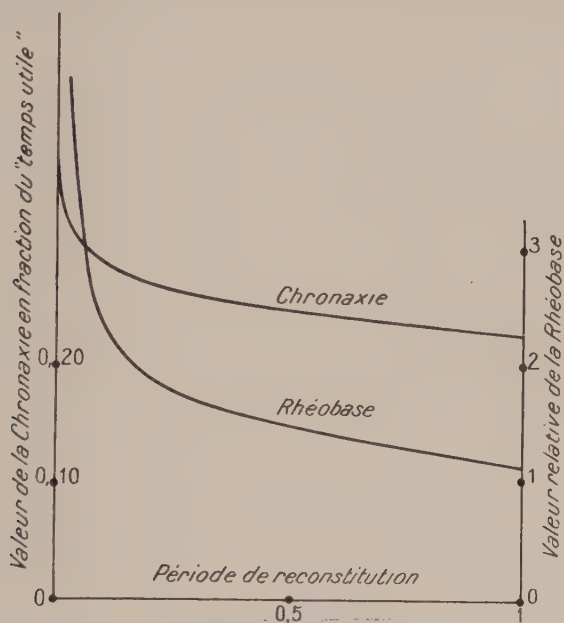


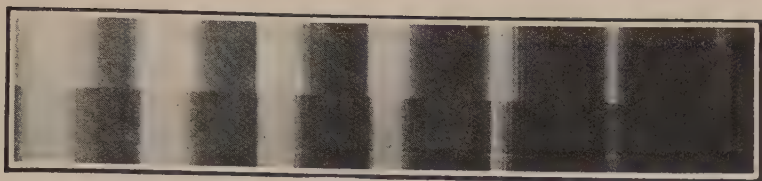
FIG. 71. — Variation des paramètres de l'excitabilité cardiaque en fonction de la période de reconstitution.

la réalité, mais il tendrait à montrer que point n'est besoin de supposer un changement *réel* de l'excitabilité pour expliquer les variations des paramètres de celle-ci au cours du cycle cardiaque, lesquelles variations pourraient n'être qu'apparentes ⁽¹⁾. Toutefois, il est évident que notre schéma de l'excitation apporte une confirmation indirecte du parallèle

⁽¹⁾ Voir à ce sujet les travaux de Colle et Delville (63), Colle et Merlevelde (64).

qu'ERLANGER et BLAIR (91-92) ont montré exister entre la phase réfractaire *relative* et la phase de dépression transitoire de l'excitabilité, consécutive à l'application de tout stimulus ; ce qui permet de conclure à une analogie étroite entre le potentiel d'action et un stimulus *intense*. En effet, l'hypothèse de ces auteurs que nous avons traduite numériquement dans l'exemple ci-dessus, conduit à attribuer à l'« état d'excitation » produit par les phénomènes électriques du cœur, considérés agissant comme un stimulus, une valeur notable, d'où nous avons pu calculer que l'amplitude de ces phénomènes est considérablement plus élevée que la rhéobase. Or ceci n'est nullement incompatible avec la théorie généralement acceptée de la propagation de l'excitation par circuits locaux (HERMANN (152), LILLIE (222-223), CREMER (68), mais est évidemment une condition de la validité de cette théorie.





CHAPITRE XIII

Résumé des déductions tirées du schéma de l'excitation.
Comparaison avec les résultats expérimentaux, notamment
avec ceux de Bishop et d'Erlanger et Blair



OUS récapitulons les diverses modalités de l'excitation dont notre schéma donne une illustration satisfaisante :

1° Stimulation par ondes rectangulaires. Lois d'intensité et de quantité en fonction de la durée de passage (celles-ci toutefois inexactes dans la région des durées courtes) ;

2° Stimulation par ouverture de courant. Influence de la durée de passage préalable [CARDOT et LAUGIER (48)] ;

3° Stimulation par fermeture après une interruption momentanée ;

4° Stimulation par ouverture par suite d'une interruption momentanée. Influence de la durée de passage préalable. Expériences de DÉRIAUD et LAUGIER (75-76-77) ;

5° Différence d'allure entre les lois de fermeture et d'ouverture ;

6° Stimulation par courant chevauchant [CHWEITZER et AUGER (62)] ;

7° Stimulation par ondes en escalier [STROHL (281)] ;

8° Stimulation par courant alternatif ;

9° Stimulation par courant progressif linéaire indéfini. Pente limite ;

10° Stimulation par courant progressif linéaire suivi d'un plateau ;

11° Stimulation par courant à croissance exponentielle [GILDEMEISTER (137-138), LAPICQUE (179), LAUGIER (213)] ;

12° Efficacité comparée des courants à croissance linéaire et exponentielle. Paradoxe de LAPICQUE (179) ;

13° Diminution de l'excitation d'ouverture par lente décroissance du courant [LAUGIER (213)] ;

14° Stimulation par courant progressif linéaire brusquement interrompu. Ondes cunéiformes et constante linéaire de FABRE (97-98-99-100). Interprétation des expériences de cet auteur ;

15° Stimulation par lacune introduite dans un courant progressif de pente inférieure à la pente limite [OZORIO DE ALMEIDA et A. et B. CHAUCHARD (258)] ;

16° Stimulation par décharges de condensateur. Durées utiles. Coefficient d'équivalence de LAPICQUE (188) ;

17° Stimulation par décharges de double condensateur. Excitation sélective [LAPICQUE (174)]. Phénomènes de para-résonance. Analogies physiques susceptibles de vérifications expérimentales ;

18° Stimulation par décharges de double condensateur de forme variable. Possibilité de la détermination expérimentale indirecte de la forme de l'« état d'excitation » ;

19° Conséquence de la relation entre les durées respectives de l'« état d'excitation » et du potentiel d'action. Phénomènes de blocage (disjonction). Théorie de la conduction irréciproque et application à la conduction dans l'arc réflexe et dans le cœur ;

20° Addition latente de stimuli subliminaux rapprochés : lois d'intervalles, de nombres, temps de sommation. Influence de la durée du stimulus ;

21° Sommation d'influx nerveux. Interprétation statistique de la secousse réflexe. Expériences de BREMER (31-32-33-34) ;

22° Modifications de l'allure de la secousse réflexe par des agents pharmacodynamiques. Expériences de BREMER (31-32-33-34) ;

23° Relation entre le nombre de stimuli et l'ampleur de la réponse d'un système itératif. Interprétation des résultats de GILSON (139) et de BISHOP et HEINBECKER (21) ;

24° Illustration des expériences de ECCLES et SHERRINGTON (85) et BREMER (35) montrant l'inhibition centrale provoquée par un premier stimulus précédant une paire de stimuli réflexogènes ;

25° Nouvelle interprétation de l'inhibition de Wedensky en accord avec de nombreux résultats expérimentaux ;

26° Tentative d'explication du rebondissement de la secousse réflexe à la suite de la cessation de l'inhibition [SHERRINGTON (279-280)] ;

27° Interprétation de la période réfractaire *relative* conforme aux expériences d'ERLANGER et BLAIR (91-92) ;

28° Variation des paramètres de l'excitabilité au cours du cycle cardiaque [DUBUISSON (80), FRÉDÉRICQ et GUÉBEN (120)].

Rappelons que notre schéma permet de rendre compte de ces nombreux phénomènes sans qu'il soit nécessaire de formuler au sujet de chacun d'eux des hypothèses particulières. Ils se déduisent tous de l'équation que nous avons proposé comme représentant l'« état d'excitation ». On peut affirmer qu'ils sont les conséquences logiques de l'allure de ce dernier phénomène et cela même si on faisait appel pour figurer l'« état d'excitation » à des fonctions autres que des exponentielles. Nous n'avons choisi ces fonctions qu'en raison de leur maniableté et des analogies physiques qu'elles peuvent suggérer. En effet, leur usage nous a révélé que les phénomènes de l'excitation pouvaient prendre place dans une classe très générale de systèmes, d'ailleurs peu étudiés jusqu'ici, à savoir les systèmes apériodiques. Mais il est possible que d'autres fonctions, dérivées, cette fois d'une théorie définie, permettent dans certains cas de serrer la réalité encore de plus près ; mais, nous plaçant au point de vue strict de la représentation de l'ensem-

ble des phénomènes, nous doutons, à priori, que celle-ci en soit rendue plus claire.

Un accord aussi étroit entre les résultats de l'expérience et les déductions de notre schéma de l'excitation ne peut être dû au hasard. Le nombre élevé des points de contact entre la réalité et le calcul semble justifier les prémisses de ce dernier. C'est ainsi que nous paraît fort probable l'existence d'un phénomène d'allure semblable à celle de l'« état d'excitation » et caractérisé essentiellement par une constante de temps telle que la chronaxie. D'où l'importance fondamentale de cette constante de temps.

Énumérons maintenant les principaux faits dont notre schéma ne rend pas compte :

1° Allure de la loi des intensités-durées de passage dans la zone des durées brèves ;

2° Différence entre les seuils d'ouverture et de fermeture. Décalage du seuil « d'ouverture » [CARDOT et LAUGIER (51-213)] à la suite de plusieurs excitations ;

3° Fraction utile des décharges de condensateur plus faible chez les tissus lents que chez les tissus rapides [LAPICQUE (179)] ;

4° Addition latente de stimuli subliminaux éloignés ;

5° Accroissement de l'efficacité d'un courant subrhéobique par une lacune [LAPICQUE et LAUGIER (201)].

Comme nous le voyons, ces faits, que le schéma de l'excitation n'illustre pas, ne sont pas assez nombreux pour diminuer la valeur explicative de ce dernier. Il importe au contraire de rechercher les raisons de ces désaccords.

C'est pourquoi nous allons comparer maintenant l'« état d'excitation » théorique dérivé de notre schéma à l'état d'excitation » tel qu'il semble résulter des recherches récentes de BISHOP (16), d'ERLANGER et BLAIR (91-92), et de GILSON et PEUGNET (140), exécutées avec toute la précision que comporte l'oscillographie cathodique. BISHOP a étudié les variations du « seuil d'excitation » dans un sciatique de grenouille durant les instants qui suivent l'établissement d'un courant constant

d'intensité sous-rhéobasique. C'est la condition où doit se produire dans le nerf un phénomène d'allure analogue à celle de l'« état d'excitation » de notre schéma.

Cet auteur expérimentait comme suit :

Il surajoutait au courant sous-rhéobasique un stimulus

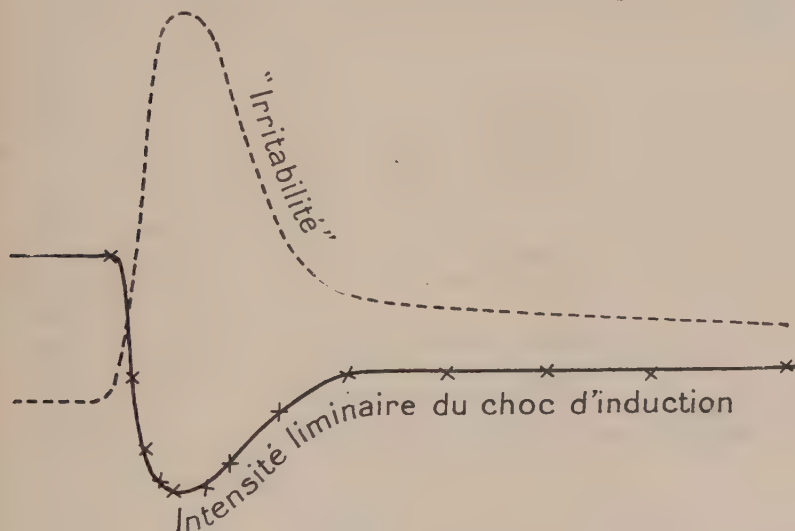


FIG. 72. — Expérience de BISHOP (16). Stimulation d'un sciatique de Grenouille par un choc d'induction superposé sur un courant constant sous-rhéobasique. Intensité liminaire du choc en fonction du temps écoulé entre ce dernier et la fermeture du courant constant. « Irritabilité », exprimée par l'inverse de l'intensité liminaire du choc.

bref (onde induite de bobine) successivement à différents instants après l'établissement dudit courant. Il recherchait l'intensité du stimulus nécessaire pour provoquer un potentiel d'action liminaire en fonction de l'intervalle de temps entre l'établissement du courant subrhéobasique et le stimulus. Il a remarqué que, sitôt après la fermeture du courant, l'intensité liminaire du stimulus baissait, atteignant un minimum pour un intervalle plus grand, de l'ordre du temps utile de

LAPICQUE, et remontait ensuite, sans toutefois atteindre sa valeur initial. BISHOP (16) a nommé « irritabilité » l'inverse de l'intensité du stimulus. Donc l'irritabilité dans les premiers instants de passage du courant croît, passe par un maximum et décroît ensuite, pour atteindre une valeur un peu supérieure à celle avant la fermeture du courant. La courbe décrit sensiblement

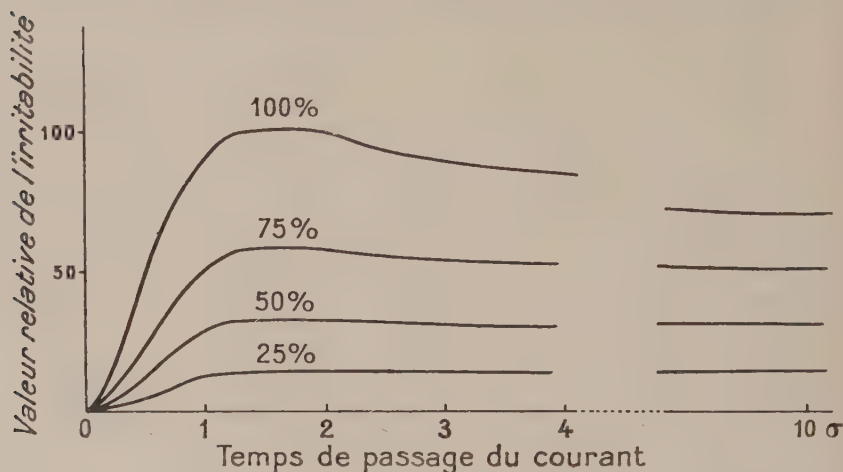


FIG. 73. — Expérience d'Erlanger et Blair. Stimulation d'un sciatique de Grenouille par un choc d'induction superposé à des courants constants d'intensités égales à divers pourcentages de la rhéobase. « Irritabilité » en fonction du temps écoulé entre le choc et la fermeture du courant constant. Irritabilité en l'absence du courant considérée égale à zéro.

une double exponentielle qu'on pourrait caractériser comme l'état d'excitation déduit de notre schéma par un facteur de forme petit. Nous pourrions démontrer sur notre schéma que l'« irritabilité » ainsi définie est inversement proportionnelle à la distance entre notre « état d'excitation » V et le niveau du seuil L pourvu que le stimulus explorateur soit suffisamment bref, ce qui paraît être le cas dans les expériences de BISHOP. Celles-ci confirment donc la validité de notre raisonnement, mais en partie seulement car l'« irritabilité », au fur et à mesure que se prolonge le courant, ne tend pas vers sa valeur

initiale comme on pourrait l'imaginer d'après notre « état d'excitation », mais vers une valeur un peu inférieure à celle-ci. Ce désaccord avec l'« état d'excitation » déduit du schéma est évidemment dû au phénomène de l'électrotonus, que notre schéma ne traduit pas.

ERLANGER et BLAIR (91-92) ont continué les expériences de

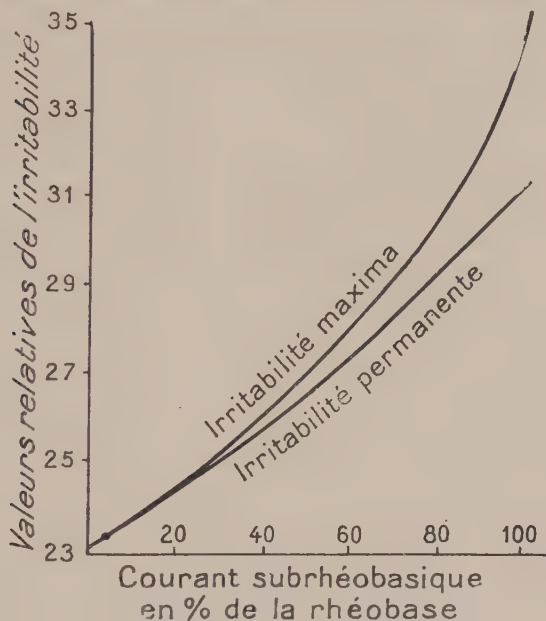


FIG. 74. — Expérience d'Erlanger et Blair. Irritabilité maxima et irritabilité permanente en fonction de l'intensité du courant sous-liminaire.

BISHOP. Ils ont étudié les modifications d'allure qu'éprouve la courbe de l'irritabilité lorsqu'on fait varier l'intensité du courant subrhéobasique. Lorsque ledit courant est faible, la courbe de l'irritabilité est dénuée de maximum et tend vers une valeur limite. Quand l'intensité augmente, le maximum se dessine peu à peu et la valeur permanente limite croît. Lorsque le courant atteint une valeur voisine de la rhéobase, la courbe se rapproche de celle observée par BISHOP, c'est-à-dire se

compose d'une phase ascendante suivie d'une phase descendante nettement accusée, lesquelles pourraient se traduire par une double exponentielle. Toutefois la partie supérieure de la courbe au lieu d'être arrondie est un peu aplatie. De plus le maximum de l'« irritabilité » se produit d'autant plus tardi-

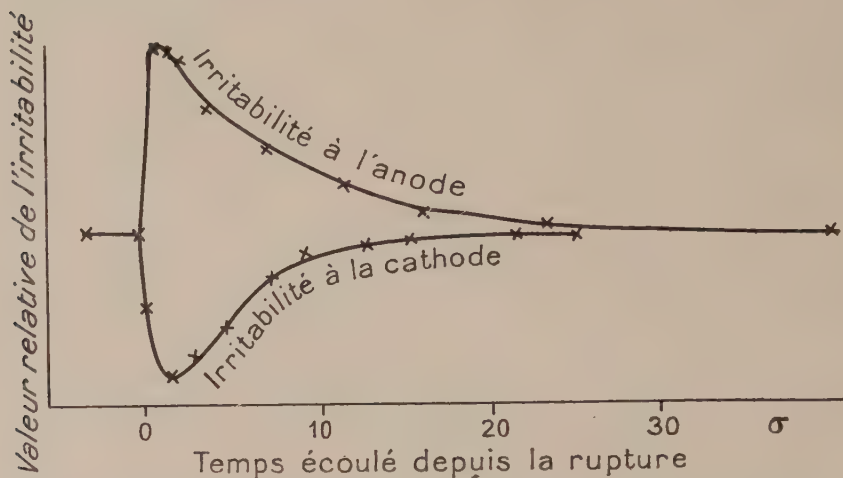


FIG. 75. — Expérience d'Erlanger et Blair. Variations de l'irritabilité, à la cathode et à l'anode, consécutives à la rupture d'un courant de longue durée.

vement que l'intensité est plus grande. La valeur de l'« irritabilité » permanente, est pour les courants assez faibles (< 4 rhéobases), sensiblement proportionnelle à l'intensité. Au contraire, la valeur maxima croît plus rapidement que l'intensité du courant. Ce fait que l'amplitude maxima de l'« irritabilité » transitoire ne croît pas linéairement avec le courant et se produit d'autant plus tard que celui-ci est plus intense, n'était pas prévu par notre schéma. Mais cependant, à l'instar de ce dernier, la rupture d'un courant de longue durée produit à la cathode une dépression transitoire, et à l'anode une augmentation temporaire de l'irritabilité. De plus, le minimum de cette dépression cathodique survient après la rupture au bout d'un temps de l'ordre du « temps utile ». En outre, la

dépression cathodique consécutive à la rupture est d'autant moins profonde que le courant préalable est plus bref, ceci tout au moins pour les courants d'intensité voisine de la rhéobase. Tout ceci s'accorde avec les conditions de l'excitation d'ouverture déduites du schéma.

Ces auteurs étudient aussi ce qu'ils nomment « l'intervalle de sommation », c'est-à-dire la durée comprise entre la rupture du courant et le début de la dépression cathodique. L'intervalle de sommation varie avec la durée de passage du courant avant la rupture. Il est extrêmement réduit quand le courant préalable a été durable et augmente quand la durée de celui-ci diminue, ce que le schéma traduit (formule 12, chapitre II). En effet, cette formule exprime la décroissance de l'« état d'excitation » après une rupture, et montre que ce dernier s'annule au bout d'un temps t , lequel croît et tend vers le temps utile au fur et à mesure que le temps de passage t' se réduit. Mais, contrairement au schéma, la durée de l'intervalle de sommation n'est pas indépendante de l'intensité du courant et croît avec celle-ci.

ERLANGER et BLAIR ont également étudié les modifications d'irritabilité consécutives à l'application de stimuli brefs (choc d'induction) (phénomène de GILDEMEISTER [136]). Ils ont trouvé qu'à la cathode l'irritabilité est d'abord augmentée, ensuite revient à son niveau initial, puis diminue, passe par un minimum et retourne à sa valeur primitive. A l'anode des modifications exactement inverses se produisent. Ceci est en harmonie avec le schéma. De plus, la durée de l'intervalle de sommation est en ce cas de l'ordre du « temps utile » (formule 12). Mais en opposition avec ce que le schéma indique, l'intervalle de sommation n'est pas indépendant de l'intensité du choc d'induction mais s'élève un peu avec celle-ci. En outre, ERLANGER et BLAIR ont mesuré les variations de l'« irritabilité » sous l'effet d'un courant progressif de pente inférieure à la « pente limite ». Ils ont observé que durant les premiers instants l'irritabilité croît, mais au lieu de tendre vers une valeur constante comme l'indiquerait notre schéma,

elle passe par un maximum et retombe à une valeur inférieure à la valeur initiale.

ERLANGER et BLAIR ont aussi étudié l'influence de la température. Ainsi quand on refroidit le nerf tous les phénomènes ci-dessus sont sensiblement identiques, à cela près qu'ils sont tous également ralentis. Notre schéma rendrait compte de cela en augmentant sa « chronaxie » propre. En outre, les variations des temps (par exemple l'intervalle de sommation) considérés par ces auteurs sous l'influence de la température se traduisent par un Q_{10} fort voisin de celui de la chronaxie [FILON (110)]. Donc, le fait que la chronaxie, comme notre schéma le suppose, et, comme on pouvait l'admettre d'après les conclusions de LAPICQUE (179) conditionne la rapidité plus ou moins grande selon laquelle se déroulent les variations de l'irritabilité sous l'influence du courant, nous paraît établie. D'ailleurs les résultats de GILSON et PEUGNET (140) viennent à l'appui de cette affirmation. Ces auteurs ont repris les expériences d'ERLANGER et BLAIR sur un tissu beaucoup plus lent, à savoir un lambeau de myocarde de Tortue, et trouvent que les variations de l'irritabilité sous l'effet du courant sont essentiellement les mêmes que celles observées sur le sciatique de Grenouille, sous réserve de multiplier par environ 40 les valeurs du temps correspondant à ces dernières. Or, ce chiffre est de l'ordre de grandeur du rapport des chronaxies de ces deux tissus.

Donc, si on admet que l'« irritabilité », telle que l'ont définie les auteurs ci-dessus peut être représentée à partir de l'« état d'excitation » fourni par notre schéma, l'accord est assez bon sauf sur les points suivants :

1° L'irritabilité permanente, sous l'effet d'un courant constant, tend vers une valeur limite supérieure à la normale, au lieu de se rapprocher de cette dernière. La valeur maxima de l'irritabilité n'est pas directement proportionnelle à l'intensité du courant. Le sommet de la courbe de l'irritabilité est aplati au lieu d'être arrondi ;

2° La phase ascendante de la courbe d'irritabilité est d'au-

tant plus durable que le courant est plus intense et non pas indépendante de ce dernier ;

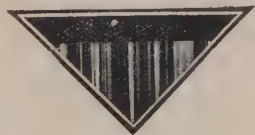
3° L'intervalle de sommation croît avec l'intensité du stimulus au lieu d'en être indépendant ;

4° La courbe de l'irritabilité, sous l'effet d'un courant progressif, passe par un maximum au lieu de tendre vers un plateau.

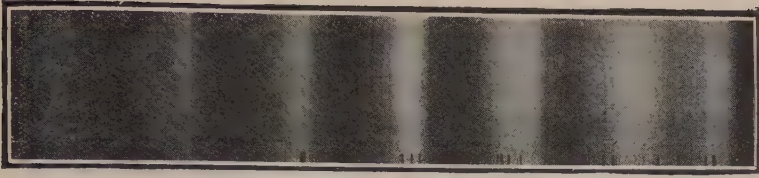
Comme nous l'avons déjà dit, notre schéma ne rend compte que des modifications de l'« état d'excitation » durant les premiers instants du passage du courant et n'illustre pas les phénomènes que l'on observe si le courant est maintenu de façon permanente (phénomènes d'électrotonus). Or, les écarts ci-dessus entre les résultats d'ERLANGER et BLAIR et les conclusions tirées de notre schéma paraissent devoir être attribuées à l'électrotonus.

En effet, nous avons pu perfectionner notre schéma et nous sommes parvenus à lui faire illustrer, selon une bonne approximation à la fois les phénomènes d'électrotonus et les résultats d'ERLANGER et BLAIR, qui ne cadraient pas avec nos déductions théoriques primitives.

En outre, nous verrons plus loin que notre schéma, ainsi modifié, peut rendre compte des variations qu'éprouvent les caractéristiques des nerfs sous l'action des centres, variations que LAPICQUE a dénommées : phénomènes de subordination, car de récentes recherches expérimentales (MONNIER et JASPER (246-247-248-249) nous ont conduits à admettre une analogie étroite entre ces phénomènes et ceux de l'électrotonus.







CHAPITRE XIV

Perfectionnement du schéma. — Illustration des phénomènes de subordination et d'électrotonus. — Conséquences

LA CHRONAXIE DE SUBORDINATION



Le schéma de l'excitation tel que nous venons de le décrire permet d'illustrer dans ses détails l'action du courant considéré comme excitant. Son principal avantage est de mettre en évidence l'importance fondamentale d'une constante de temps (ou chronaxie) qui, pour chaque tissu, conditionne la rapidité des

phénomènes de l'excitation. Il traduit et même généralise la théorie chronologique du système nerveux de LAPICQUE, en démontrant ce que cet auteur avait expérimentalement établi, à savoir que les conditions de passage de l'influx entre divers éléments nerveux dépendent des caractéristiques chronologiques respectives de ceux-ci. En effet, ce résultat est la conséquence logique de l'hypothèse fondamentale de notre schéma, hypothèse qui, ainsi que nous venons de le voir, est justifiée par les recherches expérimentales récentes d'ERLANGER et BLAIR. Mais il est évident que, telle quelle, la théorie chronologique de LAPICQUE est incomplète. Elle suppose, en effet, que les voies nerveuses dans les centres sont établies de façon définitive par les caractéristiques chronologiques (ou chronaxie) des divers

éléments qui les composent. Or si on peut admettre qu'il existe dans les centres des voies nerveuses immuables, il faut néanmoins concevoir la possibilité de voies temporaires si on cherche à interpréter la diversité extrême du fonctionnement du système nerveux. Celle-ci exige évidemment des aiguillages variables entre divers neurones. Ces aiguillages variables s'expliqueraient immédiatement si la chronaxie des cellules nerveuses n'était pas absolument fixe mais pouvait subir des fluctuations temporaires. L'expérience a justifié cette hypothèse, formulée d'ailleurs par LAPICQUE (173), dès 1907, lors du premier énoncé de sa théorie. M. LAPICQUE (205) a, la première, montré qu'un nerf moteur présentait d'ordinaire une chronaxie plus petite lorsqu'il est en liaison avec les centres que lorsqu'il est isolé. L. et M. LAPICQUE (193) ont nommé *chronaxie de subordination* cette chronaxie réduite par influence centrale, par opposition avec la chronaxie du nerf isolé dite, dorénavant, *chronaxie de constitution*. Cette régulation des chronaxies périphériques a pu non seulement être localisée dans les centres [M. LAPICQUE (206)] mais encore il a été démontré qu'elle est soumise à un contrôle réflexe [L. et M. LAPICQUE (194)].

Le rôle important de cette action des centres sur les chronaxies périphériques s'avère chaque jour plus évident. Par exemple la coordination des mouvements n'est possible que lorsque cette régulation des chronaxies périphériques peut s'exercer librement. Toute perturbation dans la coordination peut être attribuée à la mise hors fonction de ce mécanisme régulateur localisé dans les centres, laquelle peut être provoquée par des agents pharmacodynamiques [LAPICQUE et KAJIWARA (200), RUDÉANU (267)]. Il est remarquable que la différence qui existe normalement [BOURGUIGNON (30)] entre les chronaxies des nerfs commandant des muscles antagonistes est abolie, quand les mouvements cessent d'être coordonnés. En outre il est reconnu que la posture d'un membre modifie les chronaxies des divers nerfs de ce membre (LAPICQUE). [LAUGIER, LIBERSON et NEOUSSIKINE (216)] [RUDÉANU (200)], phénomène qui peut être apparenté à l'innervation réciproque de SHERRINGTON.

Enfin JASPER (157-158-159) a pu montrer que l'orientation droitnière ou gauchère d'un animal dépend d'une topographie particulière de l'action des centres sur les chronaxies périphériques.

Ce bref aperçu montre que toute interprétation de l'excitation devra, sous peine d'être insuffisante, rendre compte de ces variations de chronaxie d'origine centrale (subordination). Mais notre schéma de l'excitation ne saurait, dans sa présente forme, illustrer ces variations, car elles se produisent selon un mécanisme tout particulier qui a pu être récemment précisé.

MÉCANISME DE LA SUBORDINATION NERVEUSE ANALOGIE AVEC L'ÉLECTROTONUS

Nous allons rapidement retracer les expériences qui ont permis d'éclaircir le mécanisme de la subordination nerveuse [MONNIER et JASPER (246-247-248-249) et MONNIER (242*bis*)]. Ce travail a consisté à rechercher si l'action des centres, dénommée subordination, n'altérerait pas les autres caractéristiques nerveuses en même temps que la chronaxie. Or tout d'abord les modifications suivantes ont été observées parallèlement à la réduction de la chronaxie du fait de la subordination :

1° Augmentation de la rhéobase ;

2° Ralentissement de la vitesse de propagation du potentiel d'action. Ce dernier résultat s'accorde d'ailleurs avec la conduction ralentie observée par ROSENBERG et SAGER (263) dans un nerf dont la liaison avec les centres est intacte.

Cette vitesse réduite parallèlement à un accroissement de rhéobase et à une chronaxie diminuée nous a suggéré que la subordination devait s'apparenter à l'électrotonus. En effet, l'anélectrotonus altère de façon semblable les caractéristiques ci-dessus [CARDOT et LAUGIER (49), BISHOP et ERLANGER (18)]. Une recherche s'imposait alors pour décider si le parallèle entre l'électrotonus et la subordination était complet : en effet, si la diminution de la chronaxie sous l'action de la subordination était analogue à un effet d'anélectrotonus, on devrait observer dans ce cas une polarisation plus grande de la fibre nerveuse,

c'est-à-dire un potentiel de démarcation plus important ; car il est évident que l'anélectrotonus est, avant tout, une augmentation artificielle de la polarisation du nerf. L'expérience a justifié cette hypothèse : le potentiel de démarcation s'élève quand la chronaxie diminue sous l'action des centres et vice-versa.

Le parallèle entre la subordination et l'électrotonus n'a pas été démenti jusqu'ici ; l'accord entre les deux phénomènes se révèle même chaque jour plus étroit. Ainsi l'électrotonus modifie la durée et l'amplitude du potentiel d'action mais on peut calculer, d'après les résultats de BISHOP et d'ERLANGER (18), qu'un électrotonus suffisant pour modifier les caractéristiques du nerf au même degré qu'elles le sont par la subordination, laisserait le potentiel d'action pratiquement inaltéré. Or l'expérience montre que la subordination est sans effet appréciable sur la durée et l'amplitude du potentiel d'action (247).

La conclusion que l'on peut tirer de ces recherches est que les variations de la chronaxie des nerfs sous l'effet de la subordination sont la conséquence de variations de la polarisation de ces nerfs commandées par les centres, car les variations expérimentales de cette polarisation (électrotonus) altèrent les diverses caractéristiques du nerf dans le même sens qu'elles sont susceptibles de l'être du fait de la subordination ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ La relation entre les paramètres de l'excitabilité et la polarisation paraît générale, car elle se retrouve même sur un organe présentant une réponse rythmique comme le cœur. En effet, H. FREDERICQ (117), M. LAPICQUE et C. VEIL (210), FIELD et BRUCKE (109) ont montré que lors du ralentissement du cœur, à la suite de l'excitation du vague, la chronaxie du myocarde est raccourcie. Au contraire la faradisation des nerfs accélérateurs augmente la dite chronaxie. Or, il est à remarquer que d'après GASKELL (124), MEEK et EYSTER (232), SAMOILOV (272), MONNIER (242bis), MONNIER et DUBUISSON (recherches non encore publiées), le ralentissement du cœur sous l'effet du vague s'accompagne d'une augmentation du courant de démarcation, c'est-à-dire d'un accroissement de la polarisation. L'accélération due à l'excitation des fibres sympathiques produit l'effet inverse. Nous ne discuterons pas ici si les variations de polarisation sont produites par des substances libérées par les

Nous avons donc cherché de quelle façon notre schéma de l'excitation électrique pourrait être perfectionné de façon à pouvoir rendre compte de la variation des paramètres de l'excitabilité sous l'action de l'électrotonus et ainsi être susceptible de fournir une image des effets de la subordination. Après diverses tentatives, nous nous sommes arrêtés à une hypothèse, qui n'est que la traduction de certaines expériences d'ERLANGER et BLAIR (91-92) et qui peut être exposée comme suit :

PERFECTIONNEMENT DU SCHÉMA DE L'EXCITATION

Considérons la polarisation E normale d'une fibre nerveuse. Nous qualifierons dorénavant cette polarisation de « physiologique ». A la cathode d'un courant on peut légitimement admettre qu'elle baisse assez rapidement, mais que cette baisse, due au courant, est contrebalancée par le processus de repolarisation qu'exécute constamment la substance vivante au moyen de son métabolisme particulier. Sous l'effet d'un courant I , on peut donc supposer que la polarisation E tend rapidement vers une limite fonction du courant, qu'en première approximation nous supposerons fonction linéaire de ce dernier et égale à $E - aI$, a étant un coefficient de proportionnalité. Ensuite admettons que le processus que nous exprimons par l'« état d'excitation » ne prend naissance qu'autant qu'une grandeur RI , proportionnelle au courant I , a une valeur supérieure à la polarisation physiologique E à ce moment. Pour produire l'« état d'excitation », la composante RI du courant à la cathode, doit être supérieure à la polarisation physiologique

nerfs extrinsèques dans le myocarde, substances dont l'existence toutefois ne peut plus dorénavant être mise en doute (BACQ et VICTOR HENRI) (8). Mais nous voulons seulement insister sur le fait que les variations de rythme cardiaque produites par l'excitation de ces nerfs ou par les poisons sympathico- ou parasymphico-mimétiques s'accompagnent des variations inverses de la polarisation et de la chronaxie (MONNIÉ et DUBUISSON), FREDERICQ (116) semblables à celles observées sur nerf soumis à l'électrotonus ou à la subordination.

laquelle s'oppose à son action. Au contraire, à l'anode, la composante du courant étant de même sens que la polarisation physiologique, son effet n'est jamais masqué par celle-ci et peut toujours y manifester, lors de la fermeture, l'état d'excitation de signe *inverse*, conformément au schéma. Exprimons

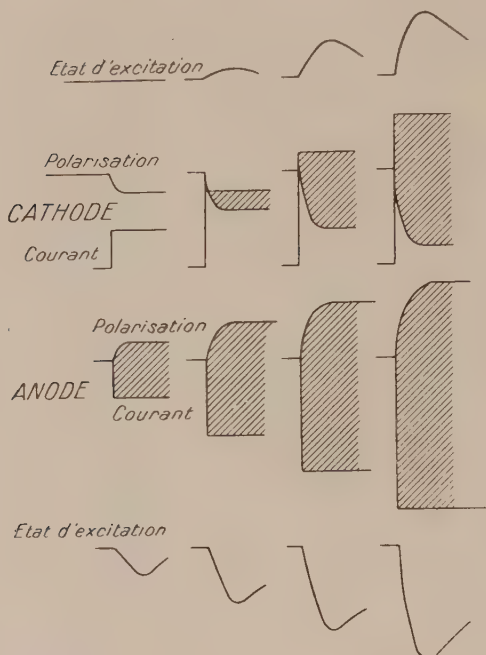


FIG. 76. — Perfectionnement du schéma de l'excitation. Illustration de l'hypothèse d'après laquelle, à la cathode, le courant ne donnerait lieu à un « état d'excitation » (positif) qu'autant qu'une quantité proportionnelle au courant serait supérieure (zone ombrée) à la polarisation physiologique. A l'anode cette polarisation et le courant n'étant pas opposés, tout courant, quelle que soit son intensité y produira toujours un « état d'excitation » (négatif).

graphiquement cette hypothèse. (Fig. 76.) La partie inférieure de cette figure montre comment, à la cathode, la polarisation physiologique baisse tandis que sont appliqués des courants d'intensités croissantes. La zone ombrée montre quelle est la portion du courant qui compte pour la production de l'« état d'excitation ». On voit que cette portion, nulle pour certaines valeurs d'intensité, croît beaucoup quand celle-ci s'élève. Ceci exprime bien un aspect des résultats d'ERLANGER et BLAIR (91-92) que nous avons exposés (chapitre XIII).

A l'anode, (tracés supérieurs de la figure 76) le courant étant de même sens que la polarisation physiolo-

gique, celle-ci ne s'oppose jamais à l'action de celui-là. Tout

courant, quelle que soit son intensité, y produit une action comme l'indique la zone ombrée. Ceci semblerait indiquer que, toutes choses égales d'ailleurs, les variations de l'« état d'excitation » sont plus grandes à l'anode qu'à la cathode, d'où on pourrait conclure que l'excitation d'ouverture exige des courants plus faibles que l'excitation de fermeture. Or, l'expérience prouve généralement le contraire. Mais nous verrons plus loin que le désaccord n'est qu'apparent et que cette hypothèse permet d'expliquer notamment les inversions polaires du seuil si fréquentes chez les nerfs d'Invertébrés.

L'hypothèse que le courant I n'agirait que pour autant qu'une quantité proportionnelle RI serait supérieure à la polarisation physiologique, serait d'ailleurs suggérée par le fait observé en électro-chimie, à savoir que la décomposition d'un électrolyte exige que la force électromotrice de la source ne descende pas au-dessous d'un certain minimum. Le schéma de l'excitation, modifié d'après cette hypothèse, rend mieux compte des expériences d'ERLANGER et de BLAIR et illustre assez convenablement les modifications des paramètres de l'excitabilité par l'électrotonus.

NOUVEL ESSAI D'INTERPRÉTATION DES EXPÉRIENCES D'ERLANGER ET BLAIR

1° Considérons à la cathode un courant faible tel que

$$RI_0 < E - aI_0$$

l'état d'excitation ne se produit pas. Mais si, à un tel courant, nous superposons un courant plus fort I , tel que

$$RI > E - aI_0 - aI$$

nous aurons un état d'excitation proportionnel à la différence

$$(RI + aI + aI_0) - E$$

Par analogie avec les expériences de ERLANGER et BLAIR,

étudions l'« état d'excitation » produit par un stimulus bref, d'intensité constante, quand ce stimulus est appliqué avant ou à divers instants durant le passage de courants d'intensités diverses. Soit I l'intensité du stimulus (supposé rectangulaire) et t' sa durée supposée brève. L'« état d'excitation » produit par celui-ci en l'absence du courant est :

$$\left[RI - (E - aI) \right] \left(e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} \right) = \left(RI + aI - E \right) f \left(\frac{t'}{\tau_1} \right);$$

2° Faisons circuler maintenant un courant I_0 assez faible pour que RI_0 soit inférieur à $E - aI_0$; ce courant ne produira pas, par lui-même, d'état d'excitation, mais « l'état d'excitation » produit par le stimulus, dont l'intensité est surajoutée à celle du courant, sera accru et deviendra :

$$[R(I + I_0) + a(I + I_0) - E] f \left(\frac{t'}{\tau_1} \right).$$

L'« état d'excitation », provoqué par le stimulus, sera constant pendant tout le passage du courant I_0 .

3° Imaginons maintenant que nous fassions traverser le nerf par un courant I_1 , plus fort, tel que

$$RI_1 > E - aI_1$$

Ce courant, durant les premier instants de son passage, donnera lieu à un état d'excitation transitoire ⁽¹⁾

$$\left(RI_1 - E + aI_1 \right) \left(e^{-\frac{t}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right).$$

dont l'amplitude maxima sera

$$(RI_1 - E + aI_1) 0,583$$

et aura lieu au « temps utile ».

⁽¹⁾ Pour simplifier le raisonnement nous supposerons négligeable le temps mis par la polarisation pour baisser la valeur E à la valeur $E - aI$ sous l'effet du courant (voir fig. 72).

A cet « état d'excitation » transitoire vient s'ajouter l'état d'excitation constant dû au stimulus.

Cet « état d'excitation » constant ne croît plus ultérieurement quand le courant I_1 s'élève. En effet, ce dernier courant est dorénavant d'intensité suffisante pour que $(R + a)I_1 > E$. La variation d'intensité temporaire due au stimulus se manifeste donc avec sa pleine valeur laquelle est indépendante de I .

Précisons numériquement ce raisonnement en cherchant quelle doit être l'intensité I du stimulus pour que le seuil L soit atteint, et cela quand ledit stimulus est appliqué isolément ou pendant la période transitoire suivant l'établissement du courant I_1 ou après celle-ci. A l'instar d'ERLANGER et BLAIR nous considérons « l'irritabilité », c'est-à-dire l'inverse de l'intensité I du stimulus.

Imaginons que la polarisation physiologique initiale ainsi que le seuil L sont tels que l'état d'excitation transitoire dû au courant I ne commence à apparaître que lorsque ce courant est supérieur à 0,417 rhéobase. De plus, supposons que la durée du stimulus t' soit 0,12 temps utile, d'où

$$e^{-\frac{t'}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t'}{\tau_1}} = f\left(\frac{t'}{\tau_1}\right) = 0,2.$$

En portant ces valeurs numériques dans les expressions ci-dessus nous obtenons pour l'irritabilité relative, en l'absence de tout courant I_1 , 0,047. Celle se rapportant à des courants d'intensité inférieurs à 0,417 rhéobase est :

$$\frac{1}{212 - I_1}.$$

Elle est constante durant tout le passage du courant I_1 .

L'irritabilité, lors de l'emploi de courants I_1 supérieurs à 0,417 rhéobase a deux valeurs, l'une correspondant à l'irritabilité maxima après l'établissement du courant soit :

$$\frac{1}{2,92 - (100 - I_1)}$$

l'autre ayant trait à l'irritabilité permanente atteinte une fois écoulée la période transitoire consécutive à la fermeture du courant. Cette dernière est indépendante du courant et égale à 0,59. La figure 77 traduit ces calculs.

Cette figure est conforme aux résultats d'ERLANGER et BLAIR par deux caractères :

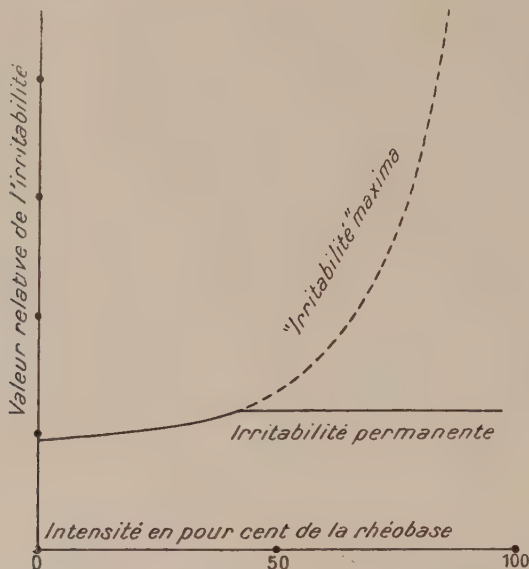


FIG. 77. — Irritabilité maxima et irritabilité permanente en fonction de l'intensité du courant constant sous-liminaire.

1° Jusqu'à une certaine intensité du courant l'irritabilité permanente et l'irritabilité maxima sont identiques et croissent avec l'intensité ;

2° L'irritabilité maxima s'élève considérablement quand l'intensité du courant I_1 dépasse une certaine valeur.

Mais cette figure s'écarte des résultats expérimentaux de ces auteurs par deux autres caractères :

1° L'irritabilité maxima croît indéfiniment quand le courant I_1 tend vers l'intensité rhéobasique. Ceci est contraire à l'ob-

servation d'ERLANGER et BLAIR, d'ailleurs paradoxale à priori, car ces auteurs eux-mêmes en donnent, d'après BISHOP, une explication physiquement correcte, basée sur la distribution des divers courants dans leur circuit d'excitation.

2° La croissance de l'irritabilité permanente avec le courant I_1 n'est pas aussi prolongée que dans les expériences ci-dessus ; cette irritabilité devient constante dès que l'intensité du courant I_1 est suffisante pour donner lieu à un état d'excitation transitoire. En outre, le raisonnement ci-dessus ne rend pas compte du fait observé par ERLANGER et BLAIR (91-92) à savoir que la durée de la phase ascendante de l'irritabilité transitoire augmente de façon sensible avec l'intensité du courant. Or, d'après les calculs précédents cette durée est constante car elle est celle de la phase ascendante de l'« état d'excitation », laquelle est indépendante de l'intensité I_1 et égale au « temps utile ». Ainsi notre hypothèse n'apporte, pour l'instant, qu'une amélioration partielle au schéma de l'excitation. Toutefois, ainsi modifié, ce dernier donne une explication de la variation de l'intervalle de sommation suivant un stimulus bref en fonction de l'intensité de ce dernier et de l'intensité du courant préalable. Mais il illustre surtout de manière remarquable les modifications que subissent les paramètres de l'excitabilité sous l'influence de l'électrotonus et, par conséquent, il peut être utile pour l'interprétation des phénomènes de subordination.

VARIATION DE L'INTERVALLE DE SOMMATION EN FONCTION DE
L'INTENSITÉ DU STIMULUS ET DU DEGRÉ DE DÉPOLARISATION
DU NERF

ERLANGER et BLAIR (91-92) ont montré que l'« intervalle de sommation » qui suit un stimulus sous-liminaire bref (choc d'induction), c'est-à-dire l'intervalle en deçà duquel un deuxième stimulus ajoute son effet au premier, croît :

1° Avec l'intensité I du stimulus ;

2° Avec l'intensité I_1 du courant préalable.

La figure 78 donne une explication immédiate de ces faits. Admettons, ce qui est d'ailleurs conforme à la réalité, que le choc d'induction puisse se traduire par une exponentielle décroissante de constante de temps définie. Nous voyons ainsi que la zone efficace du stimulus (zone ombrée) est plus dura-

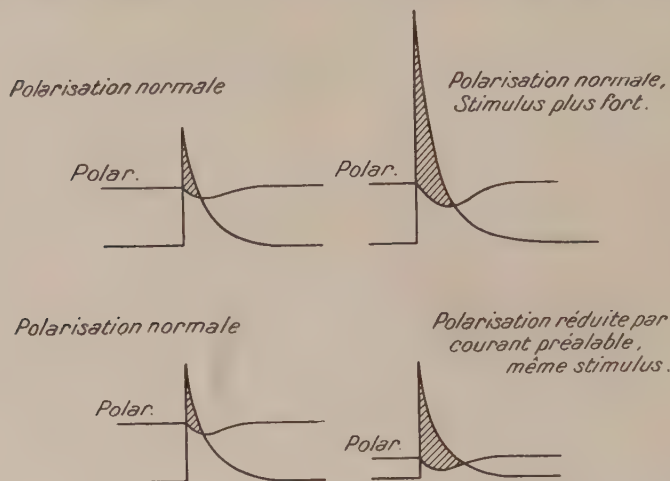


FIG. 78. — Variation de la durée efficace d'un stimulus bref (choc d'induction) en fonction de l'intensité de ce dernier et du niveau de la polarisation physiologique.

ble si ce dernier est accru, ou si le nerf est dépolarisé par un courant. Donc tout se passe alors comme si la durée du stimulus était augmentée. Nous avons vu aux chapitres II, X et XIII que l'intervalle de sommation, compté à partir de la durée utile du stimulus, est indépendant de ladite durée si celle-ci est brève, ce qui est bien le cas dans les expériences d'ERLANGER et BLAIR. Mais comme dans ces expériences l'intervalle de sommation est compté à partir du début du stimulus, cet intervalle est la somme de l'intervalle réel et de la durée du stimulus. Donc si cette dernière s'élève, l'intervalle de sommation sera apparemment augmenté.

ILLUSTRATION DES EFFETS DE L'ÉLECTROTONUS
ET DE LA SUBORDINATION SUR LES PARAMÈTRES DE L'EXCITABILITÉ

Considérons l'effet de la fermeture d'un courant I en l'absence de tout électrotonus préalable. Si ce courant est d'intensité telle que $(R + a)I < E$, aucun « état d'excitation » n'est provoqué. Si $I > \frac{E}{R + a}$ l'« état d'excitation » produit s'exprime par

$$V = \left[(R + a) I - E \right] \left[e^{-\frac{t}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}} \right].$$

Il est proportionnel à la différence $(R + a)I - E$, au lieu d'être comme précédemment simplement proportionnel à I ainsi qu'il le serait d'ailleurs si la polarisation physiologique E était négligeable. Pour une certaine intensité I_r (rhéobase) cette différence est telle que l'amplitude maxima de l'« état d'excitation » correspond au seuil. Si maintenant nous cherchons à déterminer la chronaxie par la méthode habituelle, c'est-à-dire en recherchant la durée de passage correspondant à une intensité double de la rhéobase, l'« état d'excitation » est proportionnel à la différence $2(R + a)I_r - E$. Or cette différence est bien supérieure au double de la précédente car seul le plus grand terme en a été doublé. Donc, l'« état d'excitation », lors d'une intensité double de la rhéobase, est plus de deux fois supérieur à celui correspondant à la rhéobase. En conséquence la durée de passage définissant la chronaxie paraît réduite. On voit qu'elle semble d'autant plus petite que la polarisation E est plus élevée. Précisons ce raisonnement.

On sait que la polarisation « physiologique », mesurée par le potentiel de démarcation, est normalement positive. Cherchons, d'après les formules ci-dessus, quelle doit être alors la valeur relative de la polarisation physiologique E en fonction de la rhéobase I_r et du seuil L . La valeur maxima L de l'état

d'excitation va nous donner l'expression de la rhéobase I_r

$$[(R + a)I_r - E] 0,583 = L. \quad (1)$$

En outre, l'état d'excitation est nul quand $= \frac{I_r x}{100}$, x étant l'intensité, exprimée en pour cent de la rhéobase, que doit dé-

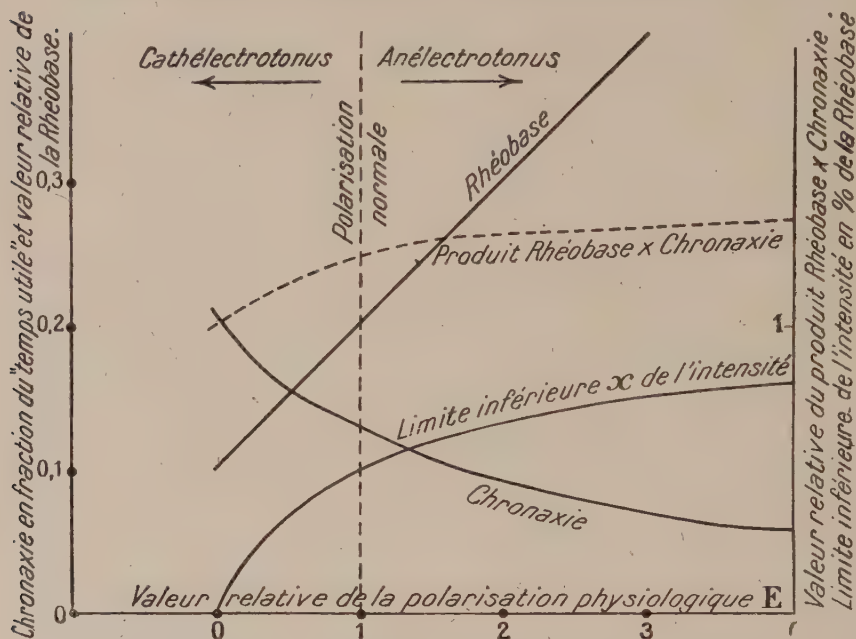


FIG. 79. — Illustration de la variation des paramètres de l'excitabilité en fonction du niveau de la polarisation physiologique.

passer le courant I pour que « l'état d'excitation » commence à se produire. D'où :

$$(R + a) \frac{x}{100} - E = 0.$$

En combinant ces deux dernières équations il vient :

$$E = \frac{L}{0,583} \frac{x}{100 - x}$$

(1) Le maximum de $e^{-\frac{t}{6\tau_1}} - e^{-\frac{t}{\tau_1}}$ atteint quand t est égal au « temps utile » a pour valeur 0,583.

Inscrivons en abscisses la valeur de la polarisation E (fig. 79). Nous pouvons tracer la courbe dont les coordonnées nous donnent la limite inférieure x de l'intensité, en fonction de la rhéobase, que doit dépasser le courant pour produire « l'état d'excitation ». D'après les expériences d'ERLANGER et BLAIR, nous pouvons admettre que l'état d'excitation ne commence à se manifester pratiquement que lorsque l'intensité du courant excède 50 % de la rhéobase. La courbe ci-dessus indique que si cette intensité est 50 % de la rhéobase, la polarisation physiologique E est égale à 1,71 L.

Construisons ensuite, d'après les formules précédentes, les courbes de la rhéobase et de la chronaxie en fonction de E . Nous voyons que la rhéobase s'élève linéairement et que la chronaxie baisse rapidement d'abord, puis ensuite plus lentement au fur et à mesure que E croît. Lorsque $E = 1,71 L$ ce qui traduit les résultats d'ERLANGER et BLAIR, à savoir que le courant ne produit d'état d'excitation qu'à partir de 50 % de la rhéobase, la chronaxie est égale à 0,13 temps utile, d'où temps utile = 7,7 chronaxies, tandis que selon notre schéma dans sa forme primitive elle était égale à 0,21 temps utile (soit pour celui-ci une valeur égale à 4,75 chronaxies). Or, d'après LAPICQUE (179) le temps utile est de 8 à 10 chronaxies. L'introduction de la polarisation physiologique permet donc au schéma de serrer la réalité de beaucoup plus près. Remarquons en passant que cela donne à la courbe d'intensité en fonction de la durée de passage, déduite du schéma, une allure plus voisine de celle donnée par l'expérience. En effet, le désaccord entre ces courbes, que nous avons signalé au chapitre I, réside dans le fait que la courbe des quantités est concave vers l'axe des ordonnées. Cette concavité est dorénavant très atténuée si on tient compte de la polarisation physiologique. En effet, la courbe des quantités devient :

$$It = \frac{Lt}{(R + a)f(t)} - \frac{Et}{R + a} \quad f(t) = e^{-\frac{t}{6\tau_1}} e^{-\frac{t}{\tau_1}}$$

au lieu de : $It = \frac{Lt}{Rf(t)}$.

Si nous construisons (fig. 80) ces courbes de façon à ce qu'elles aient même partie rectiligne le relèvement de la courbe dans la zone des temps courts est beaucoup moins marqué que précédemment.

Supposons maintenant que la polarisation physiologique E soit augmentée. Admettons qu'elle passe de 1,71 L à 2,94 L soit

un accroissement de 42 %.

La figure 79 montre que la chronaxie s'abaisse de 0,13 temps utile à 0,10 temps utile, soit une diminution de 23 %. Ainsi les variations de polarisation physiologique E produisent des variations inverses (mais plus faibles) de la chronaxie. Ceci est une image très satisfaisante de nos expériences sur la relation entre la chronaxie de subordination et le potentiel de démarcation. En effet, nous avons observé que, [MONNIER et JASPER (248) et MONNIER (242bis)], l'action des centres élève ce poten-

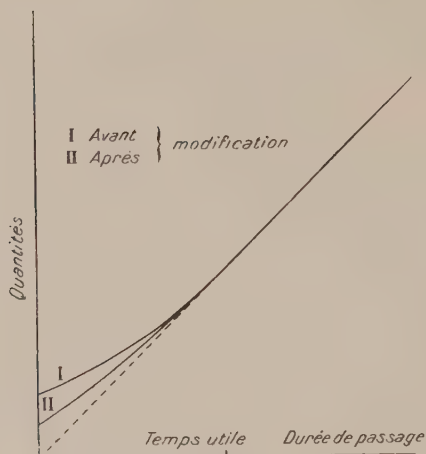


FIG. 80. — Comparaison des lois d'excitation (quantité liminaire en fonction de la durée de passage) avant et après la modification apportée au schéma de l'excitation.

tiel en moyenne de 29 % tandis que parallèlement la chronaxie est diminuée en proportion un peu moindre, soit de 24 %. De plus nous voyons sur la figure 79 que lorsque la chronaxie est abaissée de 0,15 à 0,10 temps utile, la variation de rhéobase concomitante est sensiblement inverse. En effet, la valeur relative du produit rhéobase chronaxie s'est élevée de 1,24 à 1,30 soit une augmentation de 5 %. Ceci vient à l'appui d'un fait que nous avons récemment confirmé (MONNIER et JASPER (248-249) à savoir l'invariabilité du produit rhéobase chronaxie sous l'influence de la subordination. Il est évident que l'erreur com-

mise sur un tel produit, calculé d'après des chiffres expérimentaux, peut être la somme des erreurs relatives dont sont entachées les déterminations respectives de la rhéobase et de la chronaxie. Or la précision de nos mesures est beaucoup trop fiable pour mettre en évidence une variation de l'ordre de celle calculée ici, en admettant que celle-ci existât.

Ainsi la figure 79 traduit convenablement les modifications des paramètres de l'excitabilité produites, soit par un changement de polarisation physiologique dû à l'action des centres [MONNIER et JASPER (248-249)], soit par une altération apparente de cette polarisation sous l'influence de l'électrotonus [CARDOT et LAUGIER (49) et LAUGIER (215)]. En effet, si un courant préalable I_0 circule dans le nerf, l'état d'excitation produit par un courant I surajouté sera :

$$[(R + a)(I + I_0) - E] f(t).$$

Tout se passe comme si la polarisation E avait été réduite de la valeur E à la valeur $E - (R + a) I_0$.

Donc, selon le sens du courant préalable, la chronaxie sera augmentée ou diminuée. Mais une particularité intéressante s'observe dans le cas du cathélectrotonus (zone gauche de la figure 79). En effet, lorsque la polarisation normale, égale à 1,71 L, est réduite par le courant, les variations de rhéobase et de chronaxie ne sont plus sensiblement inverses ce que traduit la diminution du produit rhéobase chronaxie. Ainsi, soit un anélectrotonus $+ I_0$ qui provoque une augmentation de 50 % de la polarisation normale : la chronaxie passe alors de 0,13 à 0,092 « temps utile », soit une diminution de 34 %, le produit rhéobase chronaxie s'élève de 1,24 à 1,31 soit un petit accroissement de 5 %. Maintenant inversons le courant I_0 (cathélectrotonus) la polarisation apparente sera diminuée de 100 % (c'est-à-dire annulée). La chronaxie croît de 0,13 à 0,21 « temps utile » soit une augmentation de 38 %. Mais, et c'est là un résultat curieux, le produit rhéobase chronaxie baisse notablement de 1,24 à 1,00 soit de 19 %. Or, FABRE (103), a récemment remarqué que ce produit était toujours systémati-

quement plus faible dans le cathélectrotonus que dans l'anélectrotonus. Ce fait a d'ailleurs été vérifié par NIVET (recherches non encore publiées).

Ainsi se trouvent interprétées de façon satisfaisante les altérations des paramètres de l'excitabilité sous l'action de l'électrotonus ou de la subordination.

Le raisonnement ci-dessus a des conséquences importantes. En effet il consiste essentiellement à supposer que la forme et la durée du phénomène, que nous avons nommé « état d'excitation », ne sont aucunement modifiées par l'électrotonus ou par la subordination. Ceci n'est évidemment qu'une première approximation, mais qui est justifiée par le fait qu'un électrotonus d'intensité moyenne, s'il modifie notablement les paramètres de l'excitabilité, n'altère pas sensiblement ni la « pente limite » [FABRE et FAIDHERBE (106)], ni la durée et l'amplitude du potentiel d'action. Il semble, en effet, que l'on soit en droit d'admettre que cette invariabilité relative du potentiel d'action indique que le changement de rapidité des phénomènes d'excitation, chez un nerf soumis à un électrotonus moyen, peut le plus souvent être négligé.

Mais ceci, répétons-le, n'est qu'une approximation, destinée à simplifier l'illustration des phénomènes. En effet de nombreux travaux récents ont montré que la résistance électrique de tissus très divers (c'est-à-dire leur perméabilité) est modifiée par le passage du courant et suivant le sens de ce dernier.

Ainsi le cathélectrotonus diminue la résistance du nerf c'est-à-dire en accroît la perméabilité. Dans ces conditions on devrait s'attendre à observer, selon LAPICQUE, une vitesse d'excitabilité augmentée c'est-à-dire une chronaxie diminuée, ce que nous traduirions par un « état d'excitation » plus bref. Or on observe le contraire : la rhéobase est diminuée et la chronaxie est accrue par le cathélectrotonus. Toutefois la rapidité de la réponse du nerf paraît augmentée car la durée du potentiel d'action est alors un peu réduite [BISHOP et ERLANGER (18)]. Il semble donc que les variations des paramètres de l'excitabilité

par l'électrotonus sont le résultat de deux actions opposées ; l'une, en général, la plus importante, modifiant apparemment ces paramètres du fait du changement de polarisation physiologique sous l'effet du courant, selon un mécanisme analogue à celui que nous proposons ci-dessus, l'autre altérant ces paramètres par suite des variations de perméabilité produites par le

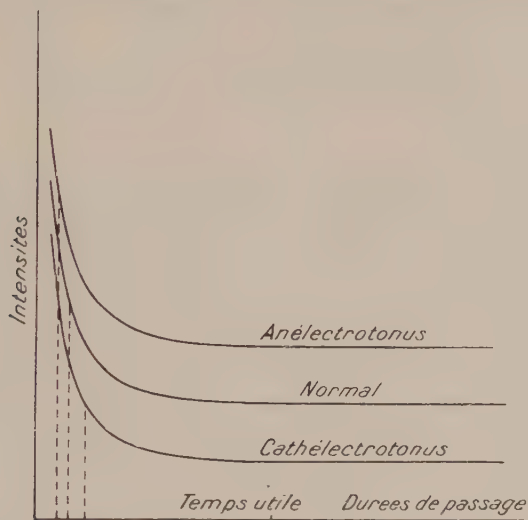


FIG. 81. — Modification de la loi d'excitation (intensité, durée de passage) sous l'effet de l'électrotonus. La loi subit une simple translation parallèlement à l'axe des ordonnées.

passage du courant. Cette dernière action semble parfois devenir prépondérante. En effet lors d'un cathélectrotonus intense, on peut observer une diminution de chronaxie (CARDOT et LAUGIER (49)). Il est vraisemblable que l'accroissement apparent de chronaxie lequel, suivant notre raisonnement, devrait se manifester comme conséquence de la baisse de la polarisation physiologique que provoque le cathélectrotonus, est, lors d'un cathélectrotonus intense, plus que compensé par la réduction qu'éprouve la chronaxie par suite de la diminution importante de la perméabilité du nerf.

L'hypothèse que l' « état d'excitation » n'est pas modifié sensiblement par un électrotonus d'intensité moyenne a une autre conséquence. En effet elle conduit à admettre que la forme de la loi d'intensité liminaire en fonction de la durée de passage n'est pas, du fait de changement de polarisation, altérée quant à sa forme, mais simplement déplacée parallèlement aux ordonnées (fig. 81). La chronaxie, conditionnée comme d'habitude par l'ordonnée double de la rhéobase, ne correspond plus à un point fixe de la courbe mais à des points variables de celle-ci.

SIGNIFICATION DE LA CHRONAXIE. — SON RÔLE DANS LA MESURE DE L'INHIBITION. — NOUVEL ASPECT DE LA CONDUCTION IRRÉCIPROQUE

On pourrait croire que ce raisonnement fait perdre à la chronaxie toute signification comme expression de la constante de temps. Il n'en est heureusement rien. En effet, la marge de variation subie par la chronaxie à la suite des changements de polarisation (que ceux-ci soient dûs à l'électrotonus ou à la subordination) est petite vis-à-vis des énormes différences des constantes de temps remarquées tout le long de la série animale par LAPICQUE (179). D'autre part, comme il paraît établi que lorsque la chronaxie varie du fait de la polarisation, la rhéobase subit des variations inverses, la mesure de la chronaxie par la méthode habituelle semble constituer la seule méthode précise pour déterminer ces changements de rhéobase souvent difficiles à apprécier en raison des modifications possibles des conditions physiques de l'excitation au cours d'une expérience. Ces variations de la rhéobase apparaîtraient, selon le raisonnement ci-dessus, comme essentielles dans les phénomènes de disjonction entre neurônes. En effet, la disjonction ne proviendrait pas d'une variation de la constante de temps réelle d'un neurône, c'est-à-dire d'un changement de la durée de l' « état d'excitation », car celle-ci ne serait pas modifiée, en première approximation tout au moins, soit par un électrotonus faible, soit par l'action des centres (ou subordination). Ce point de vue paraît assez justifié si l'on considère que :

1° Lors de la subordination nous n'avons pas observé de changements sensibles dans la forme et la durée du potentiel d'action [MONNIER et JASPER (247)] ;

2° D'après les résultats de BISHOP et d'ERLANGER (18), un anélectrotonus d'intensité suffisante pour modifier les diverses caractéristiques du nerf, au même degré qu'elles le sont par la subordination, n'augmente que de façon négligeable la durée et l'amplitude du potentiel d'action ;

3° Selon FABRE et FAIDHERBE (106) la « pente limite » d'un courant progressif n'est pas changée du fait de l'électrotonus.

Ces résultats expérimentaux apportent une certaine confirmation à notre hypothèse de l'invariabilité de la constante de temps réelle d'un nerf sous l'action des variations de polarisation. Ainsi la subordination paraissant avoir pour effet essentiel de modifier la polarisation [MONNIER et JASPER (248-249)] ne semble pas changer la constante de temps véritable de l'élément nerveux sur lequel elle s'exerce. Comment s'explique alors l'inhibition par modification de chronaxie sous l'effet de la subordination ?

L'inhibition, c'est-à-dire la disjonction entre deux neurones, se produira quand l'influx parviendra à un élément nerveux dont la polarisation est accrue par subordination. La rhéobase de cet élément subit un accroissement qui est la cause essentielle de l'inefficacité de l'influx afférent. La chronaxie éprouve une diminution sensiblement inverse laquelle est en quelque sorte une mesure de l'inhibition ⁽¹⁾.

De plus cette conception de l'inhibition contribue à éclaircir le problème de la conduction irréciproque. Nous avons montré (chapitre IX) qu'en général ce phénomène pouvait être attribué à une différence entre les durées des « états d'excita-

(1) On sait qu'un nerf peut donner une réponse rythmique lorsqu'il est suffisamment dépolarisé par un courant. Ce fait est particulièrement net chez les nerfs d'Invertébrés (Jasper et Monnier [160]). Le rythme est alors fonction inverse de la polarisation. Il est donc à noter qu'ici encore, l'inhibition, c'est-à-dire en ce cas particulier, le ralentissement du rythme, est lié à une augmentation de la polarisation.

tion » respectifs de deux éléments nerveux contigus. Ceci s'appliquerait aux systèmes que nous avons étudiés (cœur, arc réflexe) sur lesquels la conduction irréciproque existe de manière permanente. Mais, à priori, l'extrême diversité du fonctionnement des centres nerveux implique des voies conduisant tantôt dans les deux sens, tantôt dans un seul.

Or considérons deux neurônes contigus A et B ayant des « états d'excitation » de durées identiques ; ils ont, en l'absence de subordination, même polarisation et même chronaxie ; donc la conduction se fera aussi bien dans le sens A B que vice-versa. Mais si la polarisation d'un seul de ces deux neurônes, B par exemple, augmente par suite d'un effet de subordination, l'influx issu de A ne pourra exciter B. Au contraire, l'influx de B, pratiquement inaltéré en amplitude et en durée par l'augmentation de polarisation, excitera A.

Ainsi on peut concevoir que la diminution de chronaxie par subordination, puisse entraîner la conduction irréciproque, laquelle irréciprocité peut n'être que transitoire car elle s'établit et cesse avec la subordination.

Enfin nous pouvons chercher à interpréter les modifications du seuil et de l'allure de la réponse réflexe sous l'influence des centres. On sait notamment que les réflexes, chez l'animal intact, peuvent être déclenchés par des stimuli afférents en moins grand nombre que chez l'animal spinal. Sans discuter ici si ce fait est dû à ce que les influx empruntent des voies nerveuses différentes dans les deux cas, il pourrait s'expliquer par la diminution de la polarisation des neurônes médullaires sous l'action des centres supérieurs ce qui en abaisserait le seuil (ou rhéobase). Or, nous avons vu, chapitre X, que l'on peut prévoir que le nombre de stimuli nécessaire est d'autant plus réduit que le « seuil » au sein de ces neurônes est plus bas.

Cette hypothèse reçoit une certaine confirmation à la suite des travaux de SHERRINGTON (280), lequel a insisté sur la variabilité du seuil des réflexes, variabilité qui pourrait s'interpréter comme due à des fluctuations de la polarisation des neurônes médullaires.

RELATION ENTRE LA POLARISATION PHYSIOLOGIQUE
ET LA VITESSE DE PROPAGATION DU POTENTIEL D'ACTION

L'hypothèse que nous venons de proposer pour illustrer les modifications des paramètres de l'excitabilité sous l'influence de l'électrotonus ne rend nullement compte des variations subies par les autres caractéristiques du nerf dans les mêmes conditions (par exemple : la vitesse, la période réfractaire, etc.). Mais quant aux variations de la vitesse, il semble toutefois que l'on puisse les interpréter assez facilement. En effet, conformément à nos propres résultats expérimentaux et à ceux des auteurs précédents, nous avons vu que pour de faibles degrés d'électrotonus les changements d'amplitude et de durée du potentiel d'action étaient faibles vis-à-vis des changements de la vitesse et des paramètres de l'excitabilité et peuvent être négligés en première approximation. Donc, sous l'effet d'une polarisation accrue, soit par un anélectrotonus, soit par le fait de l'action des centres (chronaxie réduite par subordination), la relation entre l'amplitude du potentiel d'action et le niveau de la rhéobase est altérée. Du fait que la rhéobase est accrue, tout se passe comme si l'amplitude relative du potentiel d'action était diminuée. Or, si on admet la théorie dite des circuits locaux [HERMANN (152), LILLIE (222-223), CREMER (68)], d'après laquelle la propagation du potentiel d'action est liée à l'action stimulante que ce dernier exerce sur les parties du nerf situées en avant de lui, il est évident que la vitesse est inversement proportionnelle à la durée du temps perdu entre l'arrivée du potentiel d'action (considéré comme un stimulus) en un point du nerf et le départ d'un nouveau potentiel d'action en un point infiniment voisin.

Or il est connu, et notre schéma pourrait le démontrer, que pour un stimulus de durée constante, le temps perdu entre l'application du stimulus et la réponse est d'autant plus petit que l'intensité du stimulus s'élève davantage au-dessus de la rhéobase. En conséquence, on pourrait expliquer la vitesse

ralentie, observée quand la polarisation du nerf est accrue, par le fait que l'amplitude relative du potentiel d'action par rapport à la rhéobase est alors diminuée.

INFLUENCE DE LA POLARISATION SUR LA DIVERSITÉ DES CHRONAXIES
OBSERVÉES DANS LA SÉRIE ANIMALE. — DISCUSSION DE LA RELATION
ENTRE LA VITESSE DE PROPAGATION DU POTENTIEL D'ACTION ET LA
CHRONAXIE

Nous avons vu que les variations des paramètres de l'excitabilité sous l'effet de la polarisation peuvent être interprétées, en première approximation, au moyen d'un simple déplacement de la loi d'excitation le long des ordonnées. Il en résulte que la forme de cette loi ne serait pas modifiée du fait des changements de la polarisation. Ceci, évidemment, suggère l'hypothèse que la polarisation ne modifie pas sensiblement la rapidité avec laquelle se déroulent les phénomènes préalables à l'excitation. Ce raisonnement, s'il était entièrement confirmé, serait de nature à fournir une explication immédiate de l'extrême diversité des chronaxies rencontrées dans la série animale.

En effet, les variations de rapidité fonctionnelle sous l'influence de la température sont d'un ordre de grandeur tel, qu'elles semblent indiquer que ladite rapidité est conditionnée par des vitesses de réactions chimiques. Toutefois, la gamme étendue, et continue des chronaxies observées tout au long de la série animale lesquelles varient comme 1 à 100.000 supposerait l'existence d'une gamme continue, tout aussi large, de vitesses de réaction.

Or, les vitesses des réactions étant conditionnées par la nature, la grosseur et la structure des molécules réagissantes, il faudrait admettre l'existence d'autant de molécules différentes que de chronaxies, c'est-à-dire en supposer un nombre pratiquement illimité, ce qui, à priori, paraît improbable, comme l'a souligné LAPICQUE (179).

Mais la figure 79 montre que la chronaxie est susceptible de varier sous l'effet de la polarisation, disons dans le rapport de 1 à 3, sans que l'allure de l' « état d'excitation » soit altérée. Il est donc possible que des tissus ayant des chronaxies dans le rapport ci-dessus soient formés de substances excitables, identiques du point de vue physico-chimique, mais polarisées à des niveaux différents. Poussant l'hypothèse plus loin, on voit que pour couvrir la gamme des chronaxies de 1 à 100.000 il faudrait seulement un nombre n de structures différentes défini par la relation :

$$3^n = 100\ 000$$

$$\text{d'où } n = 11$$

Ceci est évidemment un chiffre minimum, car il supposerait que les gammes individuelles de variations des chronaxies sous l'effet de la polarisation n'empiètent point les unes sur les autres. En tout cas, ce qu'il faut retenir c'est la possibilité de couvrir la gamme élevée des chronaxies avec un nombre relativement restreint de systèmes physico-chimiques.

On peut même envisager que les molécules de toute substance excitable ont des fonctions chimiques analogues portant essentiellement sur la structure. En effet, la vitesse d'une réaction chimique est dans une certaine mesure une propriété additive des molécules réagissantes. Ainsi la constante de dissociation d'un acide organique dépend du nombre des atomes, de leur mode de liaison et du degré de polymérisation des molécules. Elle décroît notamment très vite au fur et à mesure qu'augmente, soit le nombre des atomes, soit la polymérisation. Ce raisonnement n'est pas incompatible avec l'hypothèse de LAPICQUE (180) reliant la chronaxie d'un organe à son état colloïdal. En effet, l'état colloïdal n'est qu'un mode d'association de molécules aboutissant à une structure extrêmement compliquée. On peut donc concevoir que tout agent physique ou chimique, modificateur de l'état colloïdal, change en réalité la structure de la substance excitable, et en conséquence altère les vitesses de réactions dont elle est le siège sous l'action

du courant, ce qui est traduit par les variations de chronaxie.

Si le raisonnement ci-dessus n'est pas entièrement arbitraire, il doit avoir pour corollaire un fait, facile à mettre en évidence, à savoir que dans la série animale la polarisation physiologique ne doit pas être constante. En effet, certains tissus auxquels l'expérience conduit à attribuer des chronaxies différentes seraient constitués de la même substance excitable. Dans ce cas la seule différence entre ces tissus serait une polarisation inégale : le tissu de chronaxie la plus faible montrant le potentiel de démarcation le plus élevé. Or, il est classique que les nerfs d'Invertébrés (Homard Anodonte) ont de forts potentiels de démarcation [L. FRÉDÉRICQ (121), BIEDERMANN (13), LEVIN (219)] de même chez les Vertébrés les nerfs non myélinisés paraissent avoir des potentiels de démarcation supérieurs à ceux des nerfs moteurs [KÜHNE (171)]. Mais comme nos expériences sur les phénomènes de subordination nous l'ont en particulier indiqué toutes les caractéristiques du nerf sont modifiées quand varie la polarisation physiologique de celui-ci. Nous devons donc nous attendre, sur des nerfs de polarisation physiologique différente, à trouver leurs autres caractéristiques (telle la vitesse) en relation avec ladite polarisation. C'est ainsi que sur les nerfs d'Invertébrés et sur les nerfs non myélinisés des Vertébrés, nerfs qui ont un important potentiel de démarcation, nous pouvons prévoir une vitesse de propagation du potentiel d'action plus faible, toutes choses égales d'ailleurs. C'est bien ce que l'expérience nous a montré au cours de différents travaux [MONNIER et DUBUISSON (244-245)]. Or LAPICQUE a indiqué qu'en règle très générale on pouvait observer dans la série animale que la vitesse de propagation était sensiblement inverse de la chronaxie. Autrement dit le produit vitesse chronaxie serait constant. LAPICQUE a donné à cette relation l'expression numérique suivante : La distance franchie par le potentiel d'action en une chronaxie est de

10 mm. ⁽¹⁾. Dans nos recherches citées plus haut nous avons, conformément à la règle, observé des variations inverses de la vitesse et de la chronaxie, mais nous avons obtenu pour la distance franchie en une chronaxie un chiffre différent. Nous avons effectivement remarqué chez les nerfs d'Invertébrés (Homard, Crabe, Limule) des chronaxies petites et des vitesses lentes de sorte que le produit vitesse-chronaxie est alors d'environ 2 à 5 mm. c'est-à-dire considérablement inférieur à ce qu'il est sur le sciatique de Grenouille (10 mm.).

Or, à la lumière du raisonnement ci-dessus, cet écart avec la relation signalée par LAPICQUE s'expliquerait fort bien : ce serait la polarisation physiologique de ces nerfs, supérieure à celle rencontrée notamment sur le sciatique de Grenouille, qui serait responsable à la fois de leur faible chronaxie et de leur vitesse lente.

Nous pouvons essayer de préciser de combien, selon notre hypothèse, la polarisation physiologique devrait croître pour ramener le produit vitesse-chronaxie à ces faibles valeurs. En effet, d'après nos expériences [MONNIER et JASPER (246-248) et MONNIER (242bis)] sur les phénomènes de subordination, nous pouvons conclure qu'en première approximation il y a proportionnalité directe entre les variations de vitesse et de chronaxie sous l'effet des variations de polarisation physiologique. Ainsi le produit vitesse-chronaxie serait proportionnel au carré de la chronaxie. Admettons que le produit vitesse-chronaxie correspondant à la polarisation considérée comme normale sur la figure 79 soit 10 mm. En effet, nous avons supposé que cette polarisation normale était celle du sciatique de Grenouille lequel présente justement un produit vitesse-chronaxie égal à 10 mm. Ceci posé, nous pouvons construire le tableau ci-dessous :

⁽¹⁾ Nous avons proposé de nommer « vitesse réduite », pour la commodité du langage, le produit vitesse chronaxie, c'est-à-dire la distance que parcourt le potentiel d'action en une chronaxie.

Polarisation physiologique relative	Chronaxie en fraction du temps utile	Valeur relative du produit vitesse chronaxie ou distance franchie en une chronaxie
1	0,130	10
1,30	0,116	8
1,72	0,100	6
2,40	0,082	4
3,80	0,060	2

Au fur et à mesure que s'élève la polarisation le produit rhéobase chronaxie décroît rapidement, la chronaxie de même mais plus lentement.

En effet, nous voyons d'après ce tableau que par un accroissement de la polarisation relative de 1 à 2,40 le produit vitesse chronaxie est réduit de 10 à 4 mm. et la chronaxie de 0,130 à 0,082 temps utile. Ce chiffre de 4 mm. étant à peu près la valeur moyenne calculée d'après nos expériences sur les nerfs d'Invertébrés on voit qu'il suppose que la valeur relative du potentiel de démarcation de ces nerfs par rapport à celui du sciatique de Grenouille est justement de l'ordre de grandeur indiqué par les expériences de L. FRÉDÉRICQ (121), BIEDERMANN (13), LEVIN (219).

Pareil phénomène doit, avons nous dit, se retrouver chez les nerfs non myélinisés des Vertébrés qui ont eux aussi un potentiel de démarcation élevé. Or, nous avons signalé [MONNIER et DUBUISSON (244-245)] qu'il résulte des données expérimentales d'ERLANGER et GASSER (94) de BISHOP et HEINBECKER (20-150) que, sur ces nerfs, la distance franchie en une chronaxie est plus faible. D'ailleurs A. et B. CHAUCHARD ont observé se fait sur le nerf splénique (60).

Mais nous avons établi chapitre VIII que la durée du potentiel d'action était proportionnelle à la chronaxie quel que soit le nerf considéré. Comment pouvons nous donc concilier ce résultat avec le fait que la polarisation, différente selon le nerf étudié, modifie la chronaxie sans changer visiblement la durée du potentiel d'action? Il semblerait, en effet, que chez

les nerfs d'Invertébrés comme chez les nerfs non myélinisés des Vertébrés, où la chronaxie serait brève en raison d'une polarisation élevée, le rapport :

$$\frac{\text{durée de la phase ascendante du potentiel d'action}}{\text{chronaxie}}$$

serait augmenté.

Or, il est probable qu'il en est ainsi. Nous avons observé en effet que ce rapport oscillait (voir tableau XIII) à peu près, entre 1,20 et 3,5 ; 1,9 étant la valeur moyenne. Ces écarts sont supérieurs à ceux qui seraient la conséquence des différences possibles de polarisation entre divers nerfs. Ils sont dûs à ce que l'erreur relative commise sur ce rapport peut être la somme des erreurs relatives entachant les déterminations de chronaxie et de vitesse.

INTERPRÉTATION DES VARIATIONS INVERSES DE RHÉOBASE ET DE CHRONAXIE, D'ORIGINE EXPÉRIMENTALE

Beaucoup d'agents chimiques et physiques agissent en sens inverse sur la rhéobase et la chronaxie [LAPICQUE (179), CARDOT (45)]. Dans ce cas y a-t-il toujours modification vraie de la rapidité fonctionnelle de l'organe ? Il semble bien que souvent les modifications observées peuvent être attribuées à la variation de la polarisation propre du nerf. Le cas le plus typique serait celui de l'action du CO_2 ainsi que l'indiquerait la comparaison de différents travaux :

1° CARDOT (45-46) a montré qu'après avoir été mis dans une atmosphère de ce gaz, la rhéobase était accrue et la chronaxie diminuée et cela durant quelques minutes ;

2° Parallèlement à la diminution de chronaxie, NEÇHELES et GERARD (252) ont observé un accroissement temporaire du potentiel de démarcation ;

3° Enfin HEINBECKER (149) a établi que le CO_2 a pour effet de ralentir la vitesse de propagation du potentiel d'action sans modifier sensiblement la durée de celui-ci. Ces modifications

sont donc toutes dans le sens de celles que provoquerait un accroissement de la polarisation du nerf. Des faits analogues ont été observés par AUDIAT et FESSARD (3) sur un nerf irradié par des rayons ultra-violets.

LAPICQUE (179) a montré que la diminution de la chronaxie et l'augmentation de la rhéobase peuvent être interprétées en général comme une conséquence de la diminution de la perméabilité du protoplasme. Mais, dans les cas ci-dessus il ne peut en être ainsi car si la perméabilité était accrue par le CO_2 elle aurait pour effet immédiat de diminuer la polarisation (c'est-à-dire le potentiel de démarcation du nerf) laquelle est en raison inverse de la perméabilité. Ainsi qu'il est bien connu, au contraire les substances qui augmentent ou diminuent la perméabilité comme les sels de K et de Ca, altèrent les paramètres de l'excitabilité en raison même des variations de la perméabilité, c'est-à-dire selon l'hypothèse de LAPICQUE en modifiant la rapidité des échanges donc, en définitive, les vitesses de réaction. Ces substances ne modifieraient la polarisation que par suite des changements de perméabilité qu'ils produisent.

D'autres agents produisent des variations inverses moins nettes des paramètres de l'excitabilité ou les altèrent même parallèlement. Tels sont respectivement le froid et le curare.

Le froid augmente notablement la chronaxie [LAPICQUE (198), FILON (110), VAN DER HEYDE (286)] diminue la rhéobase en moindre proportion tout en ne modifiant que peu le potentiel de démarcation. Il s'agit là indubitablement d'une variation de rapidité fonctionnelle car on observe notamment un ralentissement marqué de la durée de la réponse électrique.

Le curare augmente la rhéobase et la chronaxie musculaire [LAPICQUE (179-187)]; c'est bien là un ralentissement de la rapidité fonctionnelle comme nous l'avons vu (chapitre X) lors de notre étude des phénomènes de sommation et comme le prouvent les modifications de certains aspects de l'activité chimique du muscle (mutation du phosphagène) ([MEYERHOF et NACHMANSOHN (233-250)]).

Il semble donc qu'il y ait lieu de tenter une classification des agents modificateurs des paramètres de l'excitabilité en trois groupes :

1° Ceux qui les modifient essentiellement par suite de changements de la polarisation, cela par un mécanisme inconnu et probablement par variation de l'intensité du métabolisme particulier qui est responsable de ladite polarisation ;

2° Ceux qui altèrent surtout la perméabilité et accessoirement la polarisation modifiant ainsi les paramètres chronologiques par suite de changements dans la vitesse des échanges ;

3° Ceux qui modifient principalement la rapidité fonctionnelle comme le froid, lequel diminue les vitesses de réaction à la fois par son action bien connue sur celles-ci et par son effet sur la viscosité du milieu.

Une telle classification serait tout au moins une hypothèse de travail et permettrait peut-être de jeter ultérieurement quelque lumière sur l'antagonisme des poisons para et sympathicomimétiques. Ceux-ci entreraient [MONNIER (242bis)] dans la première catégorie c'est-à-dire modifieraient surtout la polarisation du tissu sur lequel ils agissent, les premiers accroissant et les seconds réduisant celle-ci.

VARIATIONS APPARENTES DES PARAMÈTRES DE L'EXCITABILITÉ
DU NERF EN FONCTION, SOIT DE LA DISTANCE DES ÉLECTRODES,
SOIT DE LA PROXIMITÉ D'UNE LÉSION

Nous avons à plusieurs reprises rappelé le fait signalé par CARDOT et LAUGIER (50), à savoir l'élévation de la rhéobase et la diminution de la chronaxie du nerf quand l'écartement des électrodes stimulantes est réduit en-deçà de 8 mm. Ces auteurs attribuent avec raison ce phénomène à l'électrotonus. En effet, les modifications des paramètres de l'excitabilité observées quand diminue la distance entre les électrodes sont du signe de celles qui seraient provoquées par un anélectrotonus. Nous allons donc examiner si l'hypothèse que nous avons proposée

pour rendre compte des variations sous l'influence de l'électrotonus s'applique également dans ce cas particulier.

Nous avons vu que, d'après notre hypothèse, la polarisation physiologique E fixe le niveau moyen des variations des paramètres de l'excitabilité sous l'effet de l'électrotonus. Selon

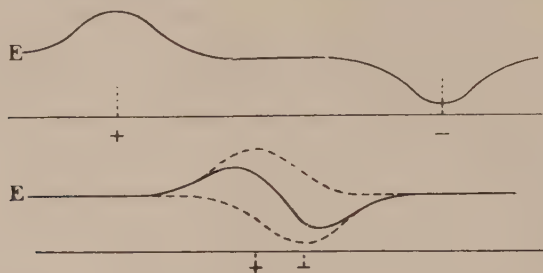


FIG. 82. — Variation schématique de la polarisation physiologique E d'un nerf au voisinage des électrodes : haut, électrodes écartées ; bas, électrodes rapprochées.

la figure 76, qui traduit notre hypothèse, la polarisation physiologique est réduite à la cathode et accrue à l'anode du courant stimulant. Or, nous avons admis que l'efficacité du courant stimulant à un instant donné était directement liée à l'excès d'une composante de ce courant sur la polarisation physiologique E à cet instant.

Si les électrodes stimulantes sont éloignées l'une de l'autre, nous pouvons admettre que les changements de polarisation physiologique sous l'effet du courant s'effectuent aux deux électrodes schématiquement selon la figure 82. Il est connu par ailleurs que ces variations de la polarisation physiologique sont sensibles jusqu'à une certaine distance de part et d'autre de chaque électrode. Si les deux électrodes sont rapprochées la zone du nerf dans laquelle la polarisation est accrue du fait du voisinage de l'anode, empiète sur la région du nerf dépolarisée par la cathode. Il en résulte évidemment qu'un courant donné abaisse d'autant moins la polarisation physiologique à

la cathode que les électrodes sont plus voisines, autrement dit, du fait de la proximité des électrodes, le courant stimulant à la cathode réduit moins la polarisation physiologique que lorsque les électrodes sont éloignées. La composante de ce courant qui excède cette polarisation et qui, selon notre raisonnement est seule efficace est donc, toutes choses égales d'ailleurs, plus faible lorsque les électrodes sont rapprochées que lorsqu'elles sont distantes. Tout se passe donc, dans le cas d'électrodes voisines, comme si la polarisation du nerf était à la cathode artificiellement accrue, ce qui, conformément à l'expérience, est la condition d'obtention d'une rhéobase augmentée et d'une chronaxie diminuée.

Le raisonnement ci-dessus permet de rendre compte du fait, observé par OZORIO DE ALMEIDA (259-260) à savoir que la chronaxie ne diminue pas indéfiniment quand l'écart des électrodes est réduit, mais tend vers une limite qui est atteinte quand ce dernier est de l'ordre de 2 mm. Il est facile de voir qu'en ce cas limite, la dépolarisation à la cathode est exactement contrebalancée par suite de la repolarisation à l'anode, de telle sorte que la polarisation physiologique du nerf, à la cathode, est indépendante du courant stimulant. La composante efficace de ce dernier est encore plus faible que précédemment ce qui accuse la diminution de la chronaxie sans toutefois faire tendre cette dernière vers zéro.

Quant au fait suivant, tout à fait classique, à savoir la variation de l'excitabilité d'un nerf au voisinage d'une lésion, rappelons qu'il s'explique aussi comme étant un phénomène d'électrotonus [CARDOT (45)]. Cet auteur, en effet, a observé que, jusqu'à environ 1 cm d'une section, la rhéobase est réduite et la chronaxie augmentée. Ces variations sont de même signe que si elles étaient provoquées par un cathélectrotonus. Or la section a précisément pour effet d'établir un courant (courant de démarcation) qui dépolarise, jusqu'à une certaine distance, la surface du nerf, à la façon d'un cathélectrotonus.

INFLUENCE DE LA MODIFICATION DU SCHÉMA SUR L'ILLUSTRATION
DES MODES DE STIMULATION PRÉCÉDEMMENT ÉTUDIÉS. — CAS DES
COURANTS PROGRESSIFS

L'hypothèse que nous avons formulée, à savoir que le courant doit excéder une certaine valeur pour commencer à produire un état d'excitation, nous a permis d'illustrer de manière remarquable les variations des paramètres de l'excitabilité sous l'influence de l'électrotonus ⁽¹⁾. Elle ne modifie guère les résultats numériques des autres calculs exposés dans la première partie de ce travail. Ces derniers, une fois corrigés, rendent compte comme précédemment des résultats expérimentaux avec une bonne approximation et même parfois avec une approximation meilleure. Notamment l'illustration de la stimulation par courant progressifs est rendue encore plus fidèle.

Stimulation par courants progressifs. — Considérons un courant d'établissement linéaire. Ce courant n'excède la valeur déterminée par la polarisation physiologique qu'après un certain temps au bout duquel il commence à être efficace. Supposons, d'après les arguments expérimentaux et théoriques exposés plus haut, que ce courant ne commence à agir que lorsqu'il a dépassé une intensité égale à environ la moitié de la rhéobase (fig. 83). Nous voyons que tout se passe comme si le début de la partie efficace (partie hachurée) du courant était retardé. Donc le fait d'admettre l'existence d'une polarisation physiologique conduit à attribuer au temps d'établissement du courant une valeur supérieure. Réciproquement, tout ce qui diminuera cette polarisation physiologique, par exemple un

⁽¹⁾ Le modèle électrique (chapitres I et V) du schéma de l'excitation se prête fort bien à l'illustration de cette hypothèse. On imagine aisément que le courant « stimulant » soit amené à modifier le potentiel de la grille d'une triode réglée de façon à ce que le courant de plaque ne commence à circuler que lorsque la grille est portée à un potentiel déterminé.

cathélectrotonus, permettra d'utiliser, toutes choses égales d'ailleurs, des temps d'établissement plus brefs. Or ceci a été expérimentalement observé par SCHRIEVER (278) ⁽¹⁾.

Maintenant, supposons que le courant progressif tracé sur la figure 83 soit de pente limite. Nous avons vu (chapitre IV) qu'un tel courant atteint la rhéobase au bout de $8,63 \tau_1$ c'est-à-

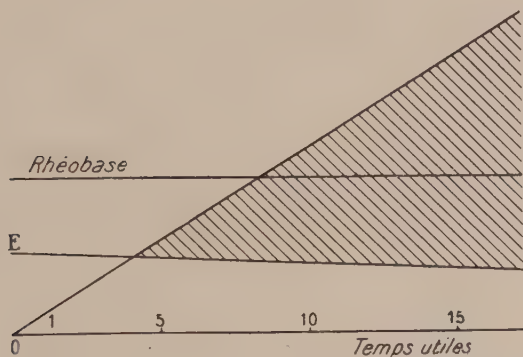


FIG. 83. — Stimulation par courant progressif linéaire d'après le schéma modifié. Le courant ne produit d'état d'excitation que pour autant que sa composante excède (zone ombrée) la polarisation physiologique E. Le temps d'établissement est donc apparemment d'autant plus allongé que E est plus élevée.

dire au bout de 4 « temps utiles ». L'état d'excitation produit par un tel courant atteint 98 % de sa valeur maxima au bout de $25\tau_1$ c'est-à-dire au bout de 11,6 « temps utiles ».

Mais dans le cas présent, la pente limite sera définie par le temps mis par le courant à s'élever de la valeur où il commence à être efficace jusqu'au niveau de la rhéobase. Ainsi sur la figure 83 le temps compris entre le début de la partie

⁽¹⁾ Il est également probable que la durée de la phase ascendante d'une décharge de double condensateur est d'autant plus brève que le nerf est moins polarisé, toutes choses égales d'ailleurs.

efficace (hachurée) et l'intersection de celle-ci avec le niveau de la rhéobase est égal à 4 temps utiles. Il est facile de voir que le temps d'établissement total mis par le courant pour accomplir l'ascension depuis sa fermeture jusqu'à la rhéobase est double et égale à 8 temps utile. Donc la pente limite s'exprime par $1/8$ de rhéobase en un temps utile. Exprimons ce rapport en fonction de la chronaxie. La figure 79 permet de calculer la « chronaxie » du schéma ainsi modifié. Elle est de 0,13 temps utile au lieu de 0,21 avant modification. D'où on peut écrire que la pente limite est celle d'un courant qui croît de 0,0163 rhéobase en une chronaxie. Or, LAPICQUE (179) a indiqué pour cette pente 0,0200 rhéobase en une chronaxie. On voit combien le chiffre ainsi calculé est voisin du chiffre expérimental et s'en rapproche davantage que celui déterminé d'après le schéma dans sa forme primitive (0,0500). En outre le présent raisonnement suppose implicitement l'invariabilité de la pente limite sous l'effet de l'électrotonus, ce qui est conforme à l'expérience de FABRE et FAIDHERBE (106). La modification apportée au schéma lui fait donner ici encore une meilleure image des faits expérimentaux.

Nous voyons donc que la modification du schéma destinée à lui permettre de rendre compte des phénomènes d'électrotonus est largement justifiée, de sorte que l'hypothèse sur laquelle elle est fondée paraît fort plausible. Il est donc vraisemblable d'admettre que le courant doit, pour agir sur un tissu, excéder une certaine valeur conditionnée par la polarisation de celui-ci.

Mais notre schéma, même après ce perfectionnement, ne rend pas compte de certains phénomènes comme l'addition latente de stimuli ou d'influx éloignés. Il s'agit là sans doute d'une imperfection du schéma qu'il est d'ailleurs inutile de chercher à corriger davantage, ce qui ne pourrait se faire qu'à l'aide de nouvelles hypothèses.

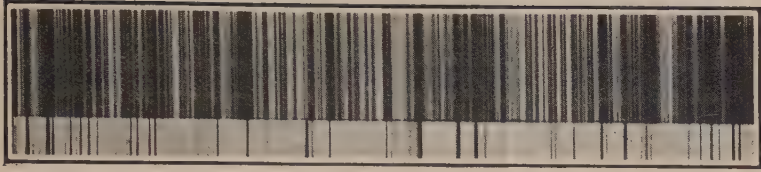
Ainsi il est évident que cette modalité de l'addition latente pourrait s'expliquer par un *lent* retour de la polarisation physiologique à son niveau normal à la suite de l'abaissement tran-

sitoire que celle-ci subit lors de chaque stimulus. Ceci reviendrait à introduire dans les calculs du chapitre X une série convergente supplémentaire mais ce serait un artifice dont il vaut mieux réserver l'usage car il ferait perdre au schéma de l'excitation sa principale qualité, à savoir la simplicité.

En effet, tel que, notre schéma constitue une représentation des phénomènes de l'excitation qui est déjà remarquablement approchée étant donné le petit nombre et la probabilité des hypothèses de départ. Sa valeur illustrative ne serait en aucune façon augmentée s'il fallait le compliquer arbitrairement pour lui permettre de rendre compte de quelques phénomènes supplémentaires. Toutefois nous allons examiner l'influence que pourrait avoir, sur les résultats déduits de notre schéma, un phénomène perturbateur dont l'existence a été quelquefois supposée, à savoir une *déformation* du courant stimulant lors de son passage à travers les tissus.







CHAPITRE XV

Discussion de l'influence d'une déformation possible du courant stimulant par suite de la polarisation des tissus non-excitables



OUS estimons intéressant de chercher dans quel sens une déformation du courant au sein des tissus excitables serait susceptible de modifier l'illustration des divers phénomènes de l'excitation telle qu'elle est donnée par notre schéma. En effet, nous avons, tout au long de la discussion de notre schéma de l'excitation,

admis que l'intensité du courant stimulant I , au sein de l'organe interrogé, est directement proportionnel à la différence de potentiel aux bornes du circuit d'excitation. Cette hypothèse implicite se trouve à la base de la plupart des recherches théoriques sur l'excitation électrique, et revient à admettre que le courant n'est pas déformé lors de son passage à travers un tissu.

Pourtant, indépendamment de toute hypothèse quant au processus de l'excitation, il est bien connu que tout tissu est polarisable, c'est-à-dire que tout courant qui le traverse y développe progressivement des forces contre-électromotrices tendant à s'opposer au passage du courant. On a généralement cru annuler l'effet antagoniste de ces forces contre-électromotrices, soit en les rendant négligeables vis-à-vis de la différence de potentiel aux bornes du circuit, au moyen d'une résistance élevée

introduite en série, soit mieux, en rendant le courant dans une large mesure indépendant des forces électromotrices, grâce à un tube à vide saturé [FABRE et DESGREZ (105)].

Mais EBBECKE (81) et surtout BISHOP (16) et récemment AZUMA et YAMAGIWA (7) ont insisté sur le fait que si ces artifices rendent constant le courant total qui circule dans le nerf, les parties non excitables de ce dernier (notamment les gaines de myéline) sont polarisables. Ainsi, selon ces auteurs, tout axone sera entouré d'une gaine polarisée qui tendra à annuler la composante du courant au sein de l'axone, composante qui est la seule utile au point de vue de l'excitation. BISHOP (17) a essayé de montrer la réalité de ce phénomène en construisant un réseau de résistances et de capacités susceptible d'équilibrer un segment de nerf introduit dans un Pont de Wheatstone. Un tel réseau donne une idée de la réactance *globale* du nerf, c'est-à-dire de *l'ensemble* des phénomènes de polarisation dont il est le siège lors du passage d'un courant. Mais cette expérience ne peut renseigner sur l'intensité de la polarisation qui s'établit sous l'effet du courant stimulant à la surface de séparation de chaque axone et de sa gaine de myéline. Autrement dit le degré de déformation que subit la composante *intra-axonique* du courant du fait de cette polarisation ne peut être que matière à conjecture.

Toutefois il semble probable que cette déformation, si elle existe, est liée à la présence des structures non excitables telles des gaines de myéline autour des axones. En effet BISHOP (16) a étudié la réponse répétitive d'un nerf durant le passage d'un courant intense : l'amplitude et le rythme de cette réponse rythmique diminuent au fur et à mesure que le courant se prolonge, ce qu'on peut attribuer à ce que les surfaces de séparation myéline-axone se polarisent beaucoup et font rapidement tomber la composante intra-axonique du courant en-dessous du seuil de rythmicité. En effet, AUGER et FESSARD (4) sur les centres, JASPER et MONNIER (160) sur les nerfs d'Invertébrés ont montré que sur les organes dépourvus de myéline, il est possible d'obtenir une réponse rythmique pratiquement tant que dure le courant stimulant.

Ainsi, il faut envisager que dans tout tissu excitable le courant atteint, au premier instant de son passage, une valeur proportionnelle au courant total, mais qu'ensuite le courant baisse rapidement par suite de la polarisation des tissus adjacents non excitables. C'est donc l'allure et l'intensité des phénomènes de polarisation physique de ces derniers tissus inertes, qui va conditionner la forme réelle du courant stimulant. Or, l'allure d'une telle polarisation a fait l'objet d'innombrables travaux que nous ne pouvons résumer ici. Disons seulement qu'en première approximation elle se rapproche de l'allure offerte par la polarisation des électrodes métalliques telle qu'elle a été étudiée avec une précision extrême par ROTHÉ (266). Cet auteur a montré, au moyen de recherches oscillographiques, que le courant dans un voltamètre atteint immédiatement, dès la fermeture, une valeur que nous qualifierons de « pointe » proportionnelle à la force électromotrice de la source. Il décroît ensuite très rapidement (il tombe par exemple à une intensité moitié de sa valeur initiale en quelques σ). Ensuite sa chute se ralentit et finit par atteindre une intensité limite que nous nommerons plateau (c'est le courant de repos ou *Reststrom*). La courbe de descente qui relie la pointe au plateau n'est pas une exponentielle car sa décroissance initiale est plus rapide. Elle se rapproche d'une courbe parabolique [MILNER (236)]. Nous verrons plus loin comment cette allure particulière de cette décroissance affecterait la loi d'excitation : intensités en fonction des durées de passage.

En outre, si l'intensité de pointe est proportionnelle à la force électromotrice de la source il n'en est pas de même de l'intensité de plateau. Celle-ci croît d'abord très lentement puis ensuite très rapidement. Elle pourrait être représentée par une parabole.

Ainsi lorsqu'on fait circuler un courant donné dans un organe, il se peut que la polarisation des tissus non excitables joue un certain rôle. Nous pouvons admettre que le courant qui circule réellement dans un élément excitable est de la forme que nous venons de décrire. On y distinguerait donc deux par-

ties : une « pointe » et un plateau (fig. 84). L'amplitude de la pointe serait proportionnelle à la différence de potentiel appliquée. La hauteur du plateau serait une fonction croissante de degré supérieur au premier. De sorte que la différence entre la pointe et le plateau s'atténuerait si la différence de potentiel est élevée. La courbe selon laquelle le courant passe de la valeur



FIG. 84. — Modification hypothétique de l'allure du courant pénétrant dans les éléments excitables d'un organe (traversé par un courant rectangulaire), par suite de la polarisation des tissus non excitables.

de pointe à sa valeur de plateau est une courbe décroissante dont la rapidité de décroissance est conditionnée par la vitesse avec laquelle les tissus se polarisent. Nous admettons que les phénomènes de polarisation sont surtout localisés aux tissus inertes voisins des éléments excitables. Il n'y a donc pas lieu de supposer, à priori, que la vitesse des phénomènes de polarisation dans ces structures non excitables soit en relation quelconque avec le paramètre chronologique de l'excitabilité des organes voisins. Nous supposerons donc que la rapidité de la courbe de décroissance du courant est, en première approximation, indépendante de la chronaxie de l'objet étudié. La figure 85 illustre le présent raisonnement. On voit que pour la valeur considérée du courant total dans le nerf, seule la pointe du courant est d'intensité supérieure à la polarisation physio-

logique E et par conséquent seule efficace. Nous supposons donc que tout se passe comme si notre schéma de l'excitation était « stimulé » par un tel courant ainsi limité à la portion efficace.

Comme nous l'avons dit, il n'existe aucune donnée expérimentale permettant de déterminer la grandeur de cette déformation du courant. Nous n'avons donc à considérer que



FIG. 85. — Portion efficace (hachurée) d'un courant stimulant rectangulaire supposé déformé par suite de la polarisation des tissus inertes adjacents aux éléments excitable.

deux alternatives : 1° la déformation est négligeable, et c'est ce que nous avons admis jusqu'ici dans les précédents chapitres ; 2° la déformation est assez grande pour ne plus être négligée. Nous allons envisager les conséquences de cette deuxième hypothèse c'est-à-dire les modifications qu'elle apporte à l'illustration de divers phénomènes de l'excitation.

a) COURBES D'IRRITABILITÉ D'ERLANGER ET BLAIR.

D'après l'hypothèse ci-dessus, lorsque le courant total croît, l'amplitude de la pointe s'élève de plus en plus au-dessus du niveau de la polarisation physiologique E. Donc l'amplitude de la portion efficace du courant augmente et aussi sa durée. En conséquence, la durée de la phase ascendante de l'irritabilité transitoire (que nous avons assimilée à l'état d'excitation) doit croître avec l'intensité du courant total circulant dans le

nerf. Ceci est justement ce que ERLANGER et BLAIR (91-92) ont observé.

En outre, le niveau du plateau croît plus rapidement que l'intensité du courant total (fig. 84) lorsqu'on augmente ce dernier. Donc, lorsque le courant ayant atteint son plateau, nous surajouterons au courant total un stimulus bref d'intensité constante comme dans les expériences d'ERLANGER et BLAIR le courant transitoire produit par ce stimulus sera d'autant plus grand que le courant total sera lui-même plus intense. En conséquence l'« irritabilité » permanente atteinte sous l'effet d'un courant prolongé, au lieu de tendre vers une valeur constante, comme l'indique la figure 77, croît d'autant plus que le courant total est plus intense, conformément aux résultats d'ERLANGER et BLAIR.

Enfin, rappelons-le, ces auteurs ont remarqué que sous l'action d'un courant progressif l'irritabilité ne tendait pas vers un niveau constant, comme notre schéma aurait pu le faire prévoir (chapitre IV), mais passait par un maximum pour décroître ensuite. Il est possible que la décroissance progressive du courant sous l'effet de la polarisation des structures adjacentes inertes soit une des causes de cette phase de descente de la courbe « d'irritabilité ».

b) COMPARAISON ENTRE LA LOI D'EXCITATION DÉDUITE DU SCHÉMA ET LA LOI EXPÉRIMENTALE

Nous avons vu (chapitre I) que la loi d'excitation du schéma s'écarte de la loi expérimentale dans la zone des durées de passage brèves. Deux hypothèses permettent de rendre compte de ce désaccord :

1° Il s'agirait d'une imperfection du schéma. En effet si avec NERNST (253), LAPICQUE (179) on admet que le phénomène préalable à l'excitation est une polarisation due au courant et qu'en outre celle-ci n'altère point la forme du courant, on arrive à une équation traduisant convenablement la loi expérimentale dans la région des courtes durées de passage.

Mais comme il n'en est plus de même dans la zone des temps longs où notre schéma fournit une illustration correcte de la réalité expérimentale, il peut être intéressant de voir comment une déformation possible du courant stimulant modifierait la loi d'excitation telle qu'elle est déduite du schéma.

2° Considérons alors un tissu de chronaxie élevée tel que son temps utile soit placé dans la région du plateau du courant.

On voit que les durées de passage, brèves pour ce tissu, sont incluses dans la pointe. Donc pour ces durées le courant est relativement plus intense. En conséquence, l'« état d'excitation » produit par les courtes durées de passage sera plus ample que celui produit par les durées longues. La courbe intensité-durée de passage sera donc, dans les temps brefs, inférieure à celle déduite du schéma primitif (chapitre II). Cette dernière en effet se différencie de la courbe expérimentale classique [LAPICQUE (179)], par un relèvement marqué dans la zone des temps courts. Ce relèvement est naturellement plus visible sur la loi des quantités. Donc, compte tenu de la déformation du courant, la loi d'excitation intensités-durées de passage telle qu'elle est tirée du schéma de l'excitation doit se rapprocher beaucoup de la loi expérimentale.

En outre, du fait que la déformation du courant serait la conséquence d'une polarisation, il s'ensuivrait que la loi d'excitation dans la zone des temps courts, où la décroissance du courant, du fait de la polarisation des structures inertes voisines, est plus rapide que dans la zone des longues durées, doit se traduire par les formules qui expriment les phénomènes de polarisation [NERNST (253), MILNER (236)]. Or, il faut noter que LAPICQUE a montré que c'est précisément dans cette zone que ces formules sont applicables.

Envisageons maintenant un tissu à petite chronaxie. Toutes les durées de passage utiles pour son excitation seront entièrement comprises dans la pointe du courant. Elles seront très voisines du sommet de cette dernière si la chronaxie est suffisamment brève. Donc, dans ce cas, la déformation du courant ne se fera guère sentir, car l'intensité sera sensiblement la

même pour toutes les durées. Il apparaîtrait ainsi que, sur les tissus rapides, la loi d'excitation doit se rapprocher de celle donnée par le schéma dans sa forme initiale. Autrement dit, la courbe des intensités doit être relevée dans la zone des temps courts et, en conséquence, la courbe des quantités ne doit pas accuser d'inflexion. Or, LAPICQUE (179) a montré, conformément aux résultats de HOORWEG (156) et de WEISS (294-295) que ladite inflexion est relativement peu marquée sur les tissus rapides. Elle n'est pleinement visible que sur les objets de grande chronaxie soit que l'on s'adresse directement à de tels organes, soit que l'on étudie un tissu normalement rapide mais refroidi, c'est-à-dire de chronaxie artificiellement accrue. [LAPICQUE (¹) (179).]

Remarquons en outre que la conception d'une polarisation physiologique, qu'une composante du courant doit excéder pour être efficace, nous avait déjà permis de rapprocher de la loi expérimentale, telle que LAPICQUE (179) l'a établie, la loi d'excitation déduite du schéma (chapitre XIV). Or, le rapprochement était d'autant plus marqué que ladite polarisation est plus élevée. En conséquence, la loi d'excitation fournie par notre schéma serait très voisine de la loi de LAPICQUE (179) sur les tissus lents (où cette dernière s'applique rigoureusement) en raison non seulement de la déformation hypothétique du courant mais aussi étant donné que ces tissus manifestent fréquemment une forte polarisation physiologique.

c) DURÉES UTILES DES DÉCHARGES DE CONDENSATEUR

Nous avons vu (chapitre V) que la durée utile des décharges de condensateur, calculée d'après notre schéma de l'excitation, est telle que l'efficacité d'une décharge brève est terminée quand son intensité est tombée à un niveau voisin de la rhéobase. Ceci est conforme à ce que HERMANN (153), puis

(¹) Rappelons que Ozorio de Almeida (256) a tenté de tenir compte des déformations du courant dues à la polarisation. Il a notamment introduit dans sa théorie de l'excitation électrique une expression empirique de cette déformation. Grâce à cet artifice les formules théoriques suivent ainsi de plus près les résultats expérimentaux.

LAPICQUE (179) ont observé sur les tissus de petite chronaxie (sciatique de Grenouille). Mais, sur des tissus lents (pied de l'Escargot) LAPICQUE (179) a remarqué que l'efficacité d'une décharge brève était révolue bien avant d'avoir atteint la rhéobase. Ce désaccord avec les déductions de notre schéma dans le cas des tissus lents peut s'expliquer de deux manières différentes :

1° Il peut être la conséquence de l'imperfection avec laquelle les courbes expérimentales, intensité-temps de passage, sont traduites par le schéma dans la zone des durées brèves pour le tissu considéré, imperfection qui est manifeste surtout sur les organes peu rapides. En effet la courbe théorique qui suit en ce cas le mieux les résultats expérimentaux (celle de NERNST) conduit à admettre, selon EUCKEN (96), que la durée utile des décharges de condensateur brèves est une fraction invariable de la constante de temps ; en conséquence l'intensité en dessous de laquelle une décharge cesserait d'agir serait d'autant plus supérieure à la rhéobase que ladite décharge serait plus courte ;

2° L'écart entre les déductions du schéma et l'expérience, sensible surtout chez les tissus de grande chronaxie, pourrait être attribué à la déformation du courant. Dans ce cas on peut supposer que les décharges (qui doivent être longues en raison de la chronaxie élevée) sont alors de durées telles qu'elles empiètent sur le plateau. Les premiers instants d'une décharge correspondant à la pointe sont donc les seuls pendant lesquels le courant a une amplitude notable. La décharge d'un condensateur serait donc pratiquement limitée à son début et, en conséquence son effet utile pourrait être terminé bien avant que l'intensité soit descendue à la rhéobase.

La question de savoir laquelle de ces deux explications est valable ne peut être résolue que par de nouvelles recherches.

d) INTERPRÉTATION DE LA DIFFÉRENCE ENTRE LES SEUILS
D'OUVERTURE ET DE FERMETURE

Il est bien connu que le seuil d'ouverture est généralement supérieur au seuil de fermeture ; autrement dit il faut une

intensité de courant plus grande pour produire une excitation à la rupture qu'à la fermeture. Le schéma de l'excitation dans sa forme primitive n'indique pas cette différence de hauteur des seuils de fermeture et d'ouverture, et conduit, à priori, à admettre l'égalité de ceux-ci. Mais il montre, conformément à l'expérience, que le courant doit circuler, toutes choses égales d'ailleurs, pendant des durées beaucoup plus considérables pour produire une excitation à sa rupture qu'à sa fermeture. Or, si nous admettons, selon l'hypothèse discutée ici, que le courant est réduit par la polarisation des tissus adjacents non excitables, un courant donné sera beaucoup plus réduit au bout de la durée de passage préalable à l'excitation d'ouverture que lors de l'excitation de fermeture. Mais comme la courbe de décroissance du courant est supposée liée à des processus de polarisation des tissus voisins inertes, elle serait indépendante de la chronaxie des tissus excitables étudiés. Considérons donc des organes de chronaxies diverses.

1° *Organes à petite chronaxie*

C'est sur de tels objets, par exemple sciatique de Grenouille, que la différence des seuils d'ouverture et de fermeture est le plus marquée. D'après ce que nous avons dit précédemment, nous pouvons admettre que, dans ce cas, les durées comptant pour l'excitation de fermeture sont comprises dans la pointe du courant, tandis que celles, beaucoup plus grandes, correspondant à l'ouverture sont situées sur le plateau du courant. Donc, lors de la rupture, le courant réel sera beaucoup plus faible que lors de la fermeture. Les « états d'excitation » correspondants seront en conséquence d'amplitude très inégale, ce qui rend compte des différences de seuils observées dans ce cas.

2° *Organes de chronaxie élevée*

On peut admettre dans ce cas, que les durées de passage nécessaires, tant pour l'excitation de fermeture que d'ouverture, étant très grandes, sont toutes deux comprises dans le plateau du courant. Donc, lors de l'excitation de fermeture, comme lors de l'excitation d'ouverture, le courant aura à peu

près la même valeur, et les états d'excitation correspondants auront des valeurs maxima voisines, d'où sensiblement égalité des seuils d'ouverture et de fermeture. Or, on observe fréquemment sur des tissus lents un seuil d'ouverture se rapprochant du seuil de fermeture.

3° Qu'arrive-t-il maintenant si la réduction du courant, sous l'effet de la polarisation des tissus adjacents, est peu marquée, soit que ceux-ci soient faiblement polarisables, soit qu'ils soient absents ? La différence entre la valeur de la pointe et celle du plateau du courant sera peu accusée. Donc les intensités de courant au bout des durées de passage correspondant à l'excitation de fermeture et d'ouverture sont presque identiques. Dans ce cas les seuils d'ouverture et de fermeture doivent être sensiblement égaux.

On observe de même [LAPICQUE (179), FRÉDÉRICQ (118), MONNIER et DUBUISSON (244)] sur les nerfs moteurs d'Invertébrés qui sont dépourvus de myéline, et par conséquent ne sont entourés de substances polarisables ⁽¹⁾, un seuil d'ouverture de l'ordre du seuil de fermeture. Mais, de plus on remarque fréquemment chez ces nerfs, l'inversion polaire, c'est-à-dire un courant plus efficace à la rupture qu'à la fermeture. Ceci s'explique immédiatement d'après la figure 76. Sur cette figure sont en effet représentés les portions efficaces de courants et les états d'excitation correspondants produits à la cathode et à l'anode par un même courant supposé non diminué par la polarisation physique des tissus inertes. On voit qu'en ce cas l'état d'excitation *négalif*, produit à l'anode, est plus grand que celui localisé à la cathode. Comme l'amplitude de l'état d'excitation anodique *changé de signe* conditionne le seuil d'ouverture, il apparaît immédiatement que le seuil de l'excitation d'ouver-

(1) L'absence chez ces nerfs de substances polarisables adjacentes, comme nous l'avons déjà dit, pourrait être supposée en raison de la facilité avec laquelle ils donnent une réponse rythmique durable sous un courant prolongé, ce qui s'expliquerait parce que le courant n'est pas progressivement réduit par la polarisation.

ture est alors inférieur au seuil de fermeture. La figure 76 montre que l'écart entre ces deux seuils est d'autant plus grand que la polarisation physiologique de l'organe est plus importante. Donc, d'après notre raisonnement, l'inversion polaire s'observerait surtout chez les tissus à la fois dénués sur leur pourtour de structures non excitables susceptibles d'être polarisées et doués d'une polarisation physiologique élevée. Or, sur les nerfs d'*Invertébrés*, où ce phénomène est visible, la première de ces conditions est remplie, de même que la deuxième ; la polarisation physiologique de ces nerfs mesurée par leur potentiel de démarcation est en effet considérable (BIEDERMANN (13), LEVIN (219)]. En résumé, nous pouvons donc dresser le tableau suivant :

Présence de structures inertes polarisables — Petite chronaxie :
seuil d'ouverture $>$ seuil de fermeture.

Présence de structures inertes polarisables — Grande chronaxie : seuil d'ouverture $\equiv$ seuil de fermeture.

Absence de structures inertes polarisables — Polarisation physiologique élevée : seuil d'ouverture $<$ seuil de fermeture.

Ainsi l'hypothèse de la déformation du courant sous l'effet de la polarisation des tissus non excitables peut dans une certaine mesure, rendre compte des variations du rapport entre les seuils d'ouverture et de fermeture selon les conditions expérimentales. Cependant nous ne voulons pas conclure de ce résultat, à vrai dire assez inattendu, que la déformation du courant soit la véritable cause des variations de ce rapport, car il faut noter que cette déformation ne permet aucune interprétation d'un fait fondamental se rapportant à l'excitation d'ouverture, à savoir le décalage du seuil de cette excitation à la suite de passages de courants prolongés. En effet, CARDOT et LAUGIER (51) ont observé que de tels courants abaissent le seuil de l'excitation d'ouverture. L'explication de ce phénomène nécessite donc de nouvelles recherches.

e) INTERPRÉTATION DE CERTAINES MODALITÉS DE L'ADDITION LATENTE.

Dans notre étude de l'addition latente (chapitre X), nous avons vu que notre schéma de l'excitation rendait parfaitement compte des phénomènes de sommation de stimuli rapprochés. Il montre en particulier que l'intervalle entre deux stimuli ne doit pas excéder « le temps utile » pour que la sommation se produise. Ceci semble expérimentalement vérifié pour les organes de chronaxie brève. Mais il n'en est plus de même notamment dans les cas des tissus lents étudiés par LAPICQUE (178) et A. et B. CHAUCHARD (59) et dans le cas des réflexes nécessitant un grand nombre d'influx afférents (comme le réflexe croisé d'extension auquel paraissent correspondre des neurones médullaires de chronaxie élevée. En effet, l'intervalle entre deux stimuli peut alors aller jusqu'à 8 fois le temps utile. En outre, le resserrement de l'intervalle en deçà d'un temps de l'ordre du temps utile n'accroît plus la sommation.

Nous avons (chapitre X) émis l'hypothèse que notre schéma devait néanmoins pouvoir illustrer ces phénomènes observables surtout chez les tissus lents. Nous supposons que le désaccord provenait d'un mode d'action particulier du courant sur les organes de grande chronaxie. Or, comme nous venons de le voir, le raisonnement conduit à admettre que la déformation hypothétique du courant due à la polarisation des tissus inertes voisins, affecterait beaucoup plus les mesures pratiquées sur un organe lent que celles effectuées sur un objet rapide.

En effet, considérons un tissu lent excité par des stimuli brefs. Etant donnée la chronaxie élevée de l'organe, la durée d'un stimulus, même bref, ne sera pas incluse en entier dans la pointe A du courant, mais atteindra le plateau. A la rupture du courant, nous aurons, comme dans tout système polarisable ; disparition de la polarisation qui se traduira par un courant symétrique de sens inverse B (fig. 86). Tout se passera comme si effectivement l'organe étudié avait reçu deux stimuli légèrement décalés mais de signes opposés. L'état d'ex-

citation résultant sera dû à la composition des deux états d'excitations inverses ainsi provoqués. En effet, la partie de la pointe A et du plateau, efficace pour donner lieu à un état d'excitation sera celle (hachurée) qui sera supérieure à la pola-

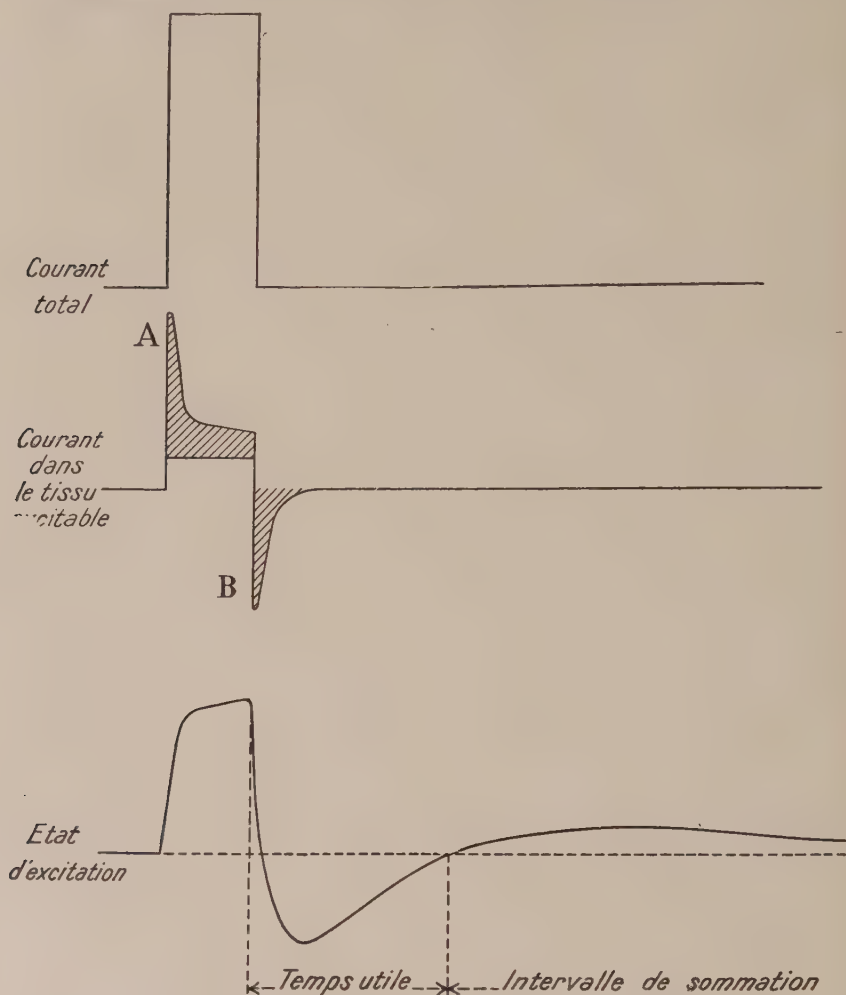


FIG. 86. — Déformation hypothétique d'un stimulus rectangulaire bref appliqué sur un organe lent. Portions efficaces des diverses parties du stimulus et état d'excitation correspondant.

risation physiologique. Mais la partie de B, correspondant à un courant de signe inverse à A sera, conformément à notre hypothèse (voir fig. 76) tout entière efficace pour la production d'un état d'excitation *négalif* opposé à celui provoqué par A.

Afin de déterminer l'état d'excitation résultant, supposons pour simplifier, que les pointes A et B et le plateau soient de forme rectangulaire. Le calcul, d'après les formules que nous avons établies, est facile et nous n'en donnerons que le résultat graphique (fig. 86). Sur cette figure, nous voyons que l'état d'excitation croît rapidement durant la pointe A, continue à s'élever, mais plus lentement, durant le plateau. Sous l'effet de B, il tombe brusquement, change de signe, passe par un maximum négatif et revient lentement vers le zéro qu'il atteint sensiblement quand s'est écoulé un « temps utile » après la fin de B. Mais ensuite, et c'est là un résultat important, l'état d'excitation redevient positif, atteint un maximum au bout de sensiblement deux temps utiles et décroît ensuite fort lentement. Nous voyons immédiatement que cette positivité *retardée* de l'état d'excitation est symétrique de la négativité transitoire produite chez les tissus plus rapides, soit par un stimulus, soit par leur propre potentiel d'action et que nous avons identifiée dans ce dernier cas avec la période réfractaire relative. De même que cette négativité retardée transitoire de l'« état d'excitation » nous a permis d'interpréter certains phénomènes d'inhibition (inhibition dite de WEDENSKY, expériences de BREMER sur l'inhibition centrale), cette positivité retardée pourrait rendre compte de phénomènes de sommation de cours lent.

Il est aisé, en effet, de démontrer que si des passages de courant rythmés sont utilisés, l'état d'excitation positif correspondant à la pointe A augmente à condition que les intervalles entre les applications du courant soient tels que celles-ci se placent sur la positivité *retardée*. La figure ainsi que le calcul indique que la sommation s'effectue encore quand les intervalles sont plusieurs fois (pratiquement 5 à 8) le temps utile, ce qui est tout à fait de l'ordre indiqué par les expériences.

Bien entendu, la sommation est d'autant plus marquée que les intervalles sont plus brefs. Mais si les intervalles diminuent de façon que les stimuli soient appliqués vers l'origine de la positivité retardée, c'est-à-dire quand ils sont de l'ordre du temps utile, la figure montre que la sommation ne peut croître davantage. Donc un intervalle de l'ordre du temps utile est une limite inférieure de l'addition latente, comme tendraient à le montrer les expériences pratiquées sur les organes lents. Nous pourrions traiter ce problème de la même manière que nous avons étudié la sommation chez les tissus rapides. Mais l'exposé de ce long calcul ne se justifierait pas étant donné le caractère un peu arbitraire de son point de départ, à savoir l'hypothèse d'une déformation du courant stimulant. Néanmoins, il est intéressant de noter que cette hypothèse permettrait, dans une certaine mesure, de rendre compte par l'intermédiaire du schéma, des conditions selon lesquelles s'exerce l'addition latente chez les tissus lents. Ainsi l'influence de la durée du stimulus sur la sommation s'expliquerait comme suit :

Si le courant appliqué est relativement durable, les deux stimuli inverses A et B, qu'il provoque du fait de la décharge de la polarisation, seront plus espacés. La durée du plateau comprise entre ces deux derniers sera plus considérable et sa valeur stimulante accrue, de sorte que la décharge de la polarisation B aura relativement moins d'effet. La positivité retardée de l'état d'excitation qui en est la conséquence sera moins accusée. Ainsi les phénomènes de sommation seraient moins sensibles lorsque la durée de chaque stimulus serait augmentée, conformément à l'expérience physiologique [LAPICQUE (178-189)].

g) ACCROISSEMENT DE L'EFFICACITÉ D'UN COURANT RHÉOBA-SIQUE PAR UNE INTERRUPTION MOMENTANÉE.

LAPICQUE et LAUGIER (201), comme nous l'avons déjà signalé, ont observé, sur des organes lents, qu'un courant légèrement sub-liminaire de durée égale au « temps utile » devenait efficace si on pratiquait en son milieu une interruption

égale au tiers de sa durée. Notre schéma de l'excitation ne rend pas compte de ce fait. Il est facile de démontrer que toute lacune introduite dans un courant stimulant continu pendant la phase ascendante de l'« état d'excitation » ($<$ temps utile) réduit la valeur maxima atteinte par ce dernier, c'est-à-dire diminue l'efficacité du courant.

Mais remarquons, ce qui est en accord avec le schéma, que chez les tissus rapides une telle lacune ne provoque pas [WEISS (293)] d'accroissement d'efficacité. Le fait que ce phénomène est limité aux organes de grande chronaxie semble indiquer qu'il pourrait peut-être se trouver en raison directe de la déformation du courant.

En effet, dans les tissus lents, l'importance relative de la pointe par rapport au plateau s'exagère. Il se peut donc que l'accroissement d'efficacité que provoque une interruption momentanée soit dû au fait que celle-ci permet de répéter une deuxième fois la pointe du courant, ce qui aurait pour effet d'augmenter la quantité d'électricité qui traverse le tissu. Bien entendu, ce raisonnement ne constitue qu'une ébauche d'explication de ce phénomène, susceptible tout au plus de servir de guide à de futures expériences.

En résumé on peut dire que la déformation du courant stimulant, phénomène accessoire dont l'importance quantitative prête encore à conjecture, ne semble guère de nature à infirmer les diverses considérations théoriques qu'a suscité le problème de l'excitation électrique. Elle paraît même être une voie selon laquelle peut être cherchée l'explication de certaines anomalies, comme par exemple le fait étudié ci-dessous auquel il a été attribué une grande importance en raison des discussions qu'a soulevé son interprétation.

h) VARIATIONS DE LA CHRONAXIE MUSCULAIRE SELON LES CONDITIONS D'APPLICATION DU COURANT.

KEITH LUCAS (224), WATTS (291) et surtout RUSHTON (268) ont affirmé que la chronaxie du muscle squelettique était supérieure à celle de son nerf, contrairement aux conclusions de

LAPICQUE. Ce dernier a pu récemment établir que les chronaxies élevées observées par ces auteurs dépendaient des conditions géométriques et physiques de l'application du courant, notamment de la dimension des électrodes ainsi que l'avait pressenti DAVIS (70). Diverses théories ont été proposées [LAPICQUE (183-184-185), RUSHTON (269)] pour rendre compte de cette influence des électrodes.

La plus plausible paraît être celle de LAPICQUE (184). Celle-ci suppose que lorsque le courant arrive au muscle par l'intermédiaire d'une colonne de liquide conducteur de large section, chaque point de la surface du muscle n'est pas polarisée, de façon uniforme à chaque instant, par le courant. Il s'ensuivrait des déplacements de la polarisation à la surface de la zone du muscle soumise au courant, lesquels se traduiraient évidemment par une déformation du courant stimulant au sein des fibres musculaires élémentaires. Il est vraisemblable d'admettre, comme l'a fait LAPICQUE, que la vitesse de déplacements de cette polarisation à la surface du muscle est conditionnée par un phénomène essentiellement physique à savoir la vitesse avec laquelle ladite surface est susceptible de se polariser.

En conséquence, la déformation du courant stimulant doit être largement indépendante de la chronaxie. En effet, L. et M. LAPICQUE (196) ont pu montrer que ce phénomène perturbateur, se traduisant par un allongement apparent de la chronaxie, était d'autant moins sensible que le tissu étudié était plus lent, ce qui d'ailleurs était conforme à certaines observations de FRÉDÉRICQ et FLORKIN (119). Enfin BENOIT (11) a minutieusement étudié l'influence des variations de température sur les grandes chronaxies apparentes observées lors de la stimulation d'un muscle squelettique au moyen d'électrodes liquides de grande section. Il a remarqué que l'abaissement de température, au lieu d'accroître lesdites chronaxies (comme on aurait dû l'observer si celles-ci traduisaient réellement la rapidité fonctionnelle de l'objet), ne les altère pas et même semble les diminuer. BENOIT a en outre observé, qu'au fur et à

mesure que les électrodes utilisées étaient de section plus faible, donnant ainsi des chronaxies se rapprochant de plus en plus de la chronaxie brève, normale pour le muscle étudié, l'action de la température sur ces chronaxies tendait à se manifester selon la règle classique.

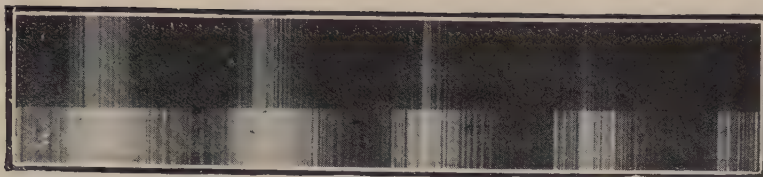
Ces faits militent donc sérieusement en faveur de l'existence d'un phénomène perturbateur d'ordre physique, probablement une déformation du courant, dans le cas des mesures de chronaxie musculaire exécutées par l'intermédiaire de larges électrodes liquides. Ce phénomène perturbateur paraît fonction de la dimension des électrodes. Ainsi les chronaxies déterminées dans ces conditions ne caractérisent vraisemblablement en aucune façon une propriété physiologique ⁽¹⁾.

Lorsque l'allure de la déformation du courant dans ce cas sera expérimentalement déterminée, nous avons l'espoir de pouvoir illustrer ce mode particulier de stimulation au moyen de notre schéma de l'excitation ⁽²⁾.

(1) Il faut sans doute rapprocher ce fait de la déformation que subissent apparemment les potentiels d'action quand l'organe est plongé dans un liquide conducteur (Craib [66]).

(2) De toutes récentes expériences, que nous publierons prochainement, confirment le point de vue ci-dessus. En effet, lorsqu'on établit brusquement un courant constant à travers un muscle, par l'intermédiaire de larges électrodes, la densité du courant, en chaque point de celles-ci est une fonction du temps. On peut voir qu'au point où naît l'excitation, la densité du courant est une fonction (en forme d'S) du temps, d'autant plus lentement croissante que les électrodes sont de plus grandes dimensions. On peut ainsi rendre compte du fait que la chronaxie d'un muscle peut paraître d'autant plus faussement exagérée que les électrodes excèdent une certaine dimension : Ajoutons que la fonction lentement croissante du temps, qui illustrerait l'allure de la densité du courant, au siège de l'excitation, est précisément celle que l'on peut calculer en assimilant le muscle et sa surface extérieure polarisable, à un modèle physique bien défini : un câble télégraphique qui posséderait de manière uniformément répartie, non seulement résistance et capacité, mais aussi un défaut d'isolement.





CHAPITRE XVI

Rappel des hypothèses fondement de l'interprétation physique de l'excitation électrique. — Conclusions



OUS allons rappeler les hypothèses qui forment les bases essentielles sur lesquelles repose notre schéma de l'excitation et indiquer quelles interprétations elles peuvent suggérer. Il faut retenir que ces hypothèses de départ ne sont pas de pures vues de l'esprit mais sont déduites de faits expérimentaux.

Première hypothèse. — Le courant produit au sein de toute substance excitable un phénomène transitoire ou « état d'excitation » qui croît, passe par un maximum, et décroît ensuite. L'amplitude de ce maximum est proportionnelle au courant. Quand ce phénomène dépasse une certaine valeur, on admet que le seuil de l'excitation est atteint. Dès que le courant cesse, un phénomène symétrique, mais inverse, se produit.

Ce phénomène ou « état d'excitation » a une durée en relation étroite avec la caractéristique chronologique du tissu (chronaxie par exemple). Son allure peut être assez exactement reproduite par la différence de deux exponentielles de constantes de temps inégales. Nous ne croyons pas devoir retenir l'hypothèse simpliste qui consisterait à admettre que l'état d'excitation est conditionné par deux processus de polarisation inverses et simultanés se déroulant avec des

vitesse différentes. En effet, cette hypothèse, traduction trop littérale de notre circuit modèle du schéma décrit chapitre I, supposerait que ces polarisations sont immédiatement décelables car celles-ci s'accompagneraient évidemment de différences de potentiel temporaires. Or, ERLANGER et BLAIR (91-92) ont montré que les variations « d'irritabilité » consécutives à un stimulus bref, variations que nous avons attribuées à un « état d'excitation » transitoire, ne sont accompagnées d'aucun phénomène électrique visible. Ceci donc suffirait à démontrer que le processus que nous avons dénommé « état d'excitation » n'est pas entièrement basé sur des phénomènes de polarisation qui persisteraient quelque temps après cessation du stimulus. En outre, la vitesse de ces derniers phénomènes est pratiquement indépendante de la température tandis qu'au contraire toutes les caractéristiques du nerf en sont largement dépendantes. Il faut donc chercher une autre hypothèse. Si nous admettions qu'une des exponentielles représente un phénomène *d'assimilation* tandis que l'autre traduirait un processus de *désassimilation*, le schéma de l'excitation illustrerait la conception classique de HERING (151). Il serait possible toutefois de préciser cette idée en supposant que ces deux exponentielles se rapportent à deux réactions chimiques *consécutives*. La différence de ces deux exponentielles, qui représente notre « état d'excitation », correspondrait à une substance intermédiaire instable. L'existence d'un tel composé intermédiaire est d'ailleurs supposée par GERARD (125) lequel a proposé plusieurs schémas de réactions possibles.

Cette hypothèse est évidemment assez satisfaisante, car elle permettrait de rendre compte des modifications de la durée de l'« état d'excitation » sous l'influence de la température.

Mais la nature de ces réactions chimiques est elle-même matière à supposition. Il est toutefois évident que les substances réagissantes sont, au moins en partie, sous forme colloïdale et la vitesse des réactions est bien entendu conditionnée par cette structure particulière [LAPICQUE (180)]. Il apparaîtrait ainsi que l'adsorption d'ions par ces colloïdes constitue-

rait une phase essentielle de ces réactions [MACDONALD (229)]. Ceci expliquerait en outre les effets inverses du courant à l'anode et à la cathode.

De plus cette dernière hypothèse revient à admettre que, durant les premiers instants du passage du courant stimulant, s'effectueraient des transports d'ions, et l'accumulation de ceux-ci au sein des éléments excitables contre des membranes ou des discontinuités de phases. Ainsi pourrait-on rendre compte du fait que la formule de NERNST, dérivée de cette hypothèse, traduit convenablement, d'après LAPICQUE (179), la loi d'excitation expérimentale dans la zone des temps courts. La phase ascendante de l'état d'excitation déduit de notre schéma correspondrait à cette période de transport et d'accumulation d'ions, tandis que la phase descendante correspondrait à une réaction consécutive à cette accumulation, c'est-à-dire à un phénomène antagoniste ainsi que LAPICQUE (180) l'a supposé. L'étude expérimentale des variations de perméabilité sous l'effet du courant, préalablement à l'excitation, permettrait peut-être d'apporter une solution à ce problème.

Rappelons ici que LILLIE (261-262) a proposé un modèle physico-chimique des phénomènes de l'excitation, particulièrement suggestif. Il a fait remarquer que la propagation d'une dépassivation transitoire, le long d'un fil de fer rendu préalablement passif par immersion dans l'acide nitrique concentré, présente une analogie remarquable avec l'influx nerveux. Par exemple, il est possible de provoquer cette dépassivation transitoire au moyen d'un courant électrique. Le déclenchement de celle-ci sous l'effet du courant se produit en la région cathodique du fil ; il paraît être dû à la réduction de la gaine d'oxydes qui protège normalement le fil contre l'attaque par l'acide. Mais cette réduction, provoquée par les ions H transportés par le courant, est constamment contrebalancée par l'action oxydante de l'acide, qui tend à réformer la couche protectrice. Nous retrouvons là les deux phénomènes inverses implicitement contenus dans notre schéma de l'excitation. De plus, la rapidité de ces phénomènes inverses (réduction et

oxydation) semble dépendre de la concentration de la solution d'acide dans laquelle le fil de fer est immergé. En effet, nous avons pu établir qu'un tel objet physique présentait une « chronaxie » d'autant plus brève que l'acide est plus concentré [A. M. MONNIER (237)]. Les analogies d'un tel modèle avec le nerf sont très nombreuses et nous ne pouvons les énumérer ici. Indiquons toutefois que la vitesse de propagation de la dépolarisation transitoire est inversement proportionnelle à la « chronaxie » [DÉRIAUD et MONNIER (78)], ce qui constitue une remarquable illustration d'un phénomène nerveux fondamental.

Deuxième hypothèse. — Le courant pour commencer à produire le phénomène transitoire ou « état d'excitation » ci-dessus, doit d'abord excéder une certaine valeur conditionnée par la polarisation « physiologique » du tissu à cet instant. Comme nous l'avons remarqué déjà, cette hypothèse est suggérée par le fait bien connu en électro-chimie à savoir que la décomposition d'un électrolyte n'a plus lieu quand la force électromotrice de la source est trop faible. Quant aux hypothèses destinées à rendre compte de ladite polarisation « physiologique » laquelle est cependant directement accessible à l'expérience, elles sont fort nombreuses et aucune pleinement satisfaisante. Leur exposé et leur discussion ne sauraient avoir place ici. Toutefois, indiquons qu'il paraît établi que l'existence de cette polarisation est fonction de l'intensité d'un métabolisme particulier.

CONCLUSIONS

Les hypothèses, bases de notre raisonnement, que nous rappelons ci-dessus sont d'ailleurs d'importance inégale pour l'illustration des phénomènes. La première, à savoir la production, sous l'effet du courant, d'un état transitoire ou « état d'excitation » de durée caractéristique pour chaque tissu étudié, fait ressortir l'importance fondamentale d'une constante de temps (ou chronaxie) dans l'allure des phénomènes de l'excitation. En effet, ces phénomènes jouissent d'une propriété remarquable : ils présentent une analogie frappante avec ceux

qui se produisent dans les systèmes apériodiques. Ces systèmes ont été beaucoup moins étudiés que les systèmes périodiques. Cependant ils ont certains points de ressemblance avec ces derniers, notamment l'accord entre les constantes de temps de deux systèmes apériodiques, se rapproche beaucoup d'une résonance, bien que les phénomènes dont ces systèmes sont le siège soient dépourvus de tout caractère vibratoire.

La deuxième hypothèse que nous avons formulée et qui relie l'efficacité du courant stimulant à la valeur de la polarisation physiologique de l'organe, permet de rendre compte des modifications que subissent les paramètres de l'excitabilité lorsque ladite polarisation varie, soit artificiellement du fait d'un courant (électrotonus), soit naturellement sous l'action des centres (phénomènes de subordination).

Rappelons ici que nous nous sommes proposés d'illustrer uniquement les phénomènes préalables à la réponse à l'excitation, c'est-à-dire l'« état d'excitation » qui précède le potentiel d'action. Nous n'avons pas cherché à établir un lien théorique entre ces deux processus. Nous nous sommes contentés de déterminer expérimentalement leurs durées respectives. Nous avons ensuite pu démontrer que la brièveté relative du potentiel d'action par rapport à l'« état d'excitation » rend compte des phénomènes de conduction irréciproque. Mais le fait que l'« état d'excitation » d'un nerf est plus durable que le potentiel d'action suggère un aperçu quant au processus représenté par ce dernier. En effet, il paraît établi (tout au moins pour certains nerfs d'*Invertébrés*) qu'une réponse rythmique peut être obtenue quand la polarisation du nerf est artificiellement abaissée au-dessous d'une certaine valeur. Or ce double résultat : brièveté du potentiel d'action et rythme fonction inverse de la polarisation, semble indiquer que la réponse à l'excitation, ou potentiel d'action, est la décharge d'un système à « relaxation », conformément à l'hypothèse de B. VAN DER POL (287) récemment développée par FESSARD (107). La durée de la décharge d'un tel système est toujours beaucoup plus brève que celle de la phase de charge.

Cette dernière pourrait donc s'identifier avec l'« état d'excitation ». De plus, un système de ce genre peut être amené à se charger et à se décharger rythmiquement de façon spontanée. Le rythme dépend à la fois de la durée de la phase de charge et de l'intensité de la force extérieure appliquée au système (force électromotrice, par exemple). Il faut noter que les décharges répétées, obtenues dans ce cas, constituent une oscillation dite de « relaxation » qui n'a aucun aspect sinusoïdal (analogue en cela à une réponse nerveuse rythmique) et qui jouit de propriétés totalement différentes de celles des oscillations harmoniques ⁽¹⁾. En effet, ainsi que le montre FESSARD (107), les modalités des réponses rythmiques des nerfs s'expliquent assez bien au moyen de la théorie des oscillations de relaxation, tandis que les oscillations sinusoïdales ne sauraient en rendre compte.

Ainsi il est remarquable que, pour interpréter les phénomènes de l'excitation, ainsi que la réponse à l'excitation, il soit nécessaire de faire appel à deux représentations, qui d'ailleurs pourraient se compléter l'une l'autre, mais dont l'étude a été délaissée jusqu'à une époque récente, à savoir les systèmes apériodiques et les oscillations dites de relaxation. Il apparaît ainsi que la prochaine étape de l'explication physique des phénomènes d'excitation et de réponse à l'excitation sera la recherche du lien entre ces deux représentations.

En résumé, nous croyons avoir démontré, dans cette longue étude, qu'il est possible de mettre en équation, selon une assez bonne approximation, un très grand nombre de phénomènes de l'excitation électrique et de l'inhibition en partant seulement de ces quelques hypothèses, parfaitement compatibles d'ailleurs avec les faits expérimentaux. Ce résultat est donc important en soi, car il montre que les nombreux phénomènes, très divers, que nous avons réussi à illustrer font en réalité partie d'un tout unique. Il est d'ailleurs fort rare en biologie qu'un aussi vaste ensemble de phénomènes

⁽¹⁾ Le Corbeiller (217) a récemment publié un exposé complet de la théorie des oscillations de relaxation.

présente une unité aussi marquée, ce qui rend évidemment aisée toute interprétation analytique. C'est pourquoi on ne saurait trop insister sur la valeur de la généralisation de LAPICQUE (179) laquelle, soulignant l'importance essentielle du facteur temps dans les phénomènes de l'excitation, en fait ressortir l'unité. En effet, cette généralisation n'a pas eu qu'une valeur purement descriptive, mais elle a donné naissance à de multiples hypothèses de travail, grâce auxquelles les recherches n'ont pas été orientées dans des voies indécises, mais au contraire ont été fécondes. Nous nous estimerons donc satisfaits si nos résultats théoriques et expérimentaux, qui sont l'aboutissement d'un travail suscité par cette généralisation et qui étendent encore le champ d'application de cette dernière, servent de point de départ à de nouvelles recherches.







BIBLIOGRAPHIE

A

- 1 ADRIAN, E. D. et BRONK, D. W. (1929). — « The discharge of impulses in motor nerve fibres. Part. II. The frequency of discharge in reflex and voluntary contractions. » *Jour. of Physiol.*, vol. 67, p. 119.
- 2 ASHER, L. (1923). — *Skand. Arch. Physiol.*, t. 43, p. 6.
- 3 AUDIAT, J. et FESSARD, A. (1932). — « Effets des radiations ultraviolettes sur l'activité fonctionnelle du nerf. » *Rev. d'Actinologie et de Physiothérapie*, t. 7, n° 1, p. 7.
- 4 AUGER, D. et FESSARD, A. (1929). — Observations complémentaires sur un phénomène de contractions rythmées provoquées par excitation galvanique chez certains insectes. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 99, p. 305.
- 5 AUGER, D. et FESSARD, A. (1933). — « Propagation et forme du potentiel d'action d'un nerf soumis à l'action de la strychnine. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 112, p. 645.
- 6 AUGER, D. et FESSARD, A. (1933). — « Observations relatives à la réponse rythmique du nerf de crabe. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 112, p. 863.
- 7 AZUMA, R. et YAMAGIWA, K. (1932). — « A model experiment on the quantity-duration curve in electric excitation. » *Résumé des communications au XIV^e Congrès Internat. de Physiol.*, Rome, 1932, p. 17.

B

- 8 BACQ, Z. M. et HENRI, V. (1933). — « Preuve spectrographique de la formation de substances par excitation des nerfs cardiaques. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 196, p. 135.
- 9 BARRON, D. H. (1933). — « A comparison of the time relations of muscles supplied by normal and by regenerated nerves. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 103, p. 651.
- 10 BAYLISS, W. M. (1927). — *Principles of general physiology*. Longmans, New-York.
- 11 BENOIT, P. H. (1933). — « Coefficient thermique de l'effet α . » *C. R. Soc. Biol.*, t. 113, p. 723.

- 12 BERNSTEIN (1871). — *Ueber d. Erregungsnerven u. Muskelsysteme.*
- 13 BIEDERMANN, W. — *Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wissensch.*, Wien (3), t. 93.
- 14 BISHOP, G. H. (1927). — « The form of the record of the action potential of vertebrate-nerve at the stimulated region. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 82, p. 463.
- 15 BISHOP, G. H. (1928). — « The relation between the threshold of nerve response and polarization by galvanic current stimuli. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 84, p. 417.
- 16 BISHOP, G. H. (1928). — « The effect of nerve reactance on the threshold of nerve during galvanic current flow. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 85, p. 417.
- 17 BISHOP, G. H. (1929). — « The reactance of nerve and the effect upon it of electrical currents. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 89, p. 618.
- 18 BISHOP, G. H. et ERLANGER, J. E. (1926). — « The effects of polarization upon the activity of vertebrate nerve. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 78, p. 630.
- 19 BISHOP, G. H., ERLANGER, J. E. et GASSER, H. S. (1926). — « Distortion of action potentials as recorded from the nerve surface. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 78, p. 592.
- 20 BISHOP, G. H. et HEINBECKER, P. (1930). — « Differenciation of axon types in visceral nerves by means of the potential record. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 94, p. 170.
- 21 BISHOP, G. H. et HEINBECKER, P. (1931). — « Effect of frequency and intensity in stimulation of cervical sympathetic nerve fibers to eye. » *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, vol. 28, p. 682.
- 22 BISHOP, G. H. et HEINBECKER, P. (1932). — « A functional analysis of the cervical sympathetic nerve supply to the eye. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 100, p. 519.
- 23 BLAIR, H. A. (1932). — I. « On the intensity-time relations for stimulation by electric currents. » *The Jour. of gen. Physiol.*, vol. 15, p. 731.
- 24 BLAIR, H. A. (1932). — II. « On the intensity-time relations for stimulation by electric currents. » *The Jour. of gen. Physiol.*, vol. 15, p. 757.
- 25 BOEHM, R. (1894). — *Arch. f. exp. Path. u. Pharm.*, t. 35, p. 22.
- 26 BOUASSE, H. (1924). — *Oscillations électriques.* Delagrave, Paris.
- 27 BOUCKAERT, L. P. (1932). — « Critique des formules donnant l'excitabilité en fonction du temps pour les courants constants. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 111, p. 1063.
- 28 BOULANGER, J. et FERRIÉ, G. (1909). — *La télégraphie sans fil et les ondes électriques.* Berger-Levrault, Paris.
- 29 BOUMAN, H. D. (1928). — « Détermination mathématique du facteur de Lapicque. » *Arch. Néerl. de Physiol.*, t. 12, p. 416.
- 30 BOURGUIGNON, G. (1923). — *La chronaxie chez l'homme. Etude de Physiologie générale des systèmes neuro-musculaires et des systèmes sensitifs.* Thèse de Sciences, Paris, Masson.
- 31 BREMER, F. (1927). — « Sur le mécanisme de la sommation d'influx. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 97, p. 1179.

- 32 BREMER, F. (1929). — « Nouvelles recherches sur la sommation d'influx nerveux. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 102, p. 332.
- 33 BREMER, F. (1930). — « La sommation d'influx nerveux dans l'arc réflexe spinal. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 103, p. 509.
- 34 BREMER, F. (1930). — « Nouvelles recherches sur la sommation centrale. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 104, p. 810.
- 35 BREMER, F. (1931). — « Contribution à l'étude du phénomène de l'inhibition centrale. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 106, p. 465.
- 36 BREMER, F. (1931). — « Recherche sur les processus d'excitation et d'inhibition centrale. » *Ann. de Physiol. et de Physico-chim. biol.*, t. 7, p. 176.
- 37 BREMER, F. et HOMÈS, G. (1931). — « Une théorie de la sommation d'influx nerveux. » *Acad. Roy. des Sc. de Belgique*, t. 11, fasc. 8.
- 38 BREMER, F. et HOMÈS, G. — « Une théorie de la sommation d'influx nerveux. » *Arch. Int. de Physiol.*, t. 35, p. 39.
- 39 BREMER, F. et RYLANT, P. (1924). — « Action de la strychnine sur l'excitabilité des différents éléments de l'arc réflexe. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 91, p. 110.
- 40 BREMER, F. et RYLANT, P. (1925). — « Nouvelles recherches sur le mécanisme de l'action de la strychnine sur le système nerveux central. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 92, p. 199.
- 41 BREMER, F. et RYLANT, P. (1925). — « Action locale de la strychnine sur les nerfs et les centres. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 92, p. 1329.
- 42 BREMER, F. et TITECA, J. (1931). — « Nouvelles recherches sur le mécanisme de l'atonie curarique. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 107, p. 253.
- 43 BRÜCKE, E. (1867). — « Ueber den Einfluss der Stromesdauer auf die elektrische Erregung der Muskeln. » *Sitz. der K. Akad. d. Wissensch.*, Wien, Math.-Natur. Cl. 2^e Abth., t. 56, p. 594.
- 44 BRÜCKE, E. (1868). — « Ueber die Reizung der Bewegungsnerven durch elektrische Ströme. » *Ibid.*, t. 58, p. 451.

C

- 45 CARDOT, H. (1912). — *Les actions polaires dans l'excitation galvanique du nerf moteur et du muscle*. Thèse de Sciences, Paris.
- 46 CARDOT, H. (1912). — « Modifications de l'excitabilité nerveuse par action de CO² au niveau des électrodes. » *Jour. de Physiol. et de Path. gén.*, t. 14, p. 737.
- 47 CARDOT, H. (1914). — « Variations des paramètres de l'excitabilité nerveuse en fonction de l'écartement des électrodes. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 77, p. 276.
- 48 CARDOT, H. et LAUGIER, H. (1912). — « Relation entre l'intensité limite et la durée de passage du courant pour l'obtention de la secousse d'ouverture. » *Jour. de Physiol. et de Path. gén.*, t. 14, p. 263.
- 49 CARDOT, H. et LAUGIER, H. (1914). — « Variations des paramètres caractéristiques de l'excitabilité des nerfs sous l'influence de l'électrotonus. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 76, p. 249.

- 50 CARDOT, H. et LAUGIER, H. (1914). — « Influence de l'écartement des électrodes dans les mesures d'excitabilité. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 76, p. 539.
- 51 CARDOT, H. et LAUGIER, H. (1920). — « Excitation des nerfs par ouverture de courant galvanique, décalage du seuil d'ouverture, décalage du blocage. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 83, p. 167.
- 52 CARLSON, A. J. (1906). — « Further evidence of the relation between the rate of conduction in a motor nerve and the rapidity of contraction in the muscle. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 15, p. 136.
- 53 CHAUCHARD, A. et B. (1922). — « Mesure de l'excitabilité du pneumogastrique, nerf d'arrêt du cœur. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 86, p. 916.
- 54 CHAUCHARD, A. et B. (1922). — « Mesure de l'excitabilité d'un nerf sécrétoire : corde du tympan et glande sous-maxillaire. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 174, p. 63.
- 55 CHAUCHARD, A. et B. (1924). — « Mesure de l'excitabilité des fibres vasoconstrictrices du nerf sciatique. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 90, p. 192.
- 56 CHAUCHARD, A. et B. (1924). — « Mesure de l'excitabilité du nerf grand splanchnique. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 90, p. 288.
- 57 CHAUCHARD, A. et B. (1925). — « Etude quantitative de l'excitabilité des nerfs moteurs de la pupille. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 92, p. 163.
- 58 CHAUCHARD, A. et B. (1925). — « Recherches quantitatives sur l'excitabilité des nerfs vaso-dilatateurs. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 92, p. 577.
- 59 CHAUCHARD, A. et B. (1925). — « Recherches quantitatives sur l'addition latente. » *Ann. de Physiol. et Physico-chim. Biol.*, t. 1, p. 6.
- 60 CHAUCHARD, A. et B. (1926). — « Chronaxie du nerf splénique et vitesse d'influx dans ce nerf. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 95, p. 279.
- 61 CHAUCHARD, A. et B. (1926). — « Influence du nombre des excitations dans l'addition latente. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 94, p. 1224.
- 62 CHWEITZER, A. et AUGER, D. (1932). — « Contribution à l'étude de l'excitabilité nerveuse. Excitation par courant électrique chevauchant autour du zéro. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 112, p. 158.
- 63 COLLE, J. et DELVILLE, P. (1932). — « Les paramètres de l'excitabilité. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 111, p. 1072.
- 64 COLLE, J. et MERLEVELDE, E. (1932). — « L'excitabilité du cœur de grenouille pendant la période réfractaire. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 111, p. 1075.
- 65 COPPÉE, G. (1933). — « La fréquence isopotentielle », *C. R. Soc. Biol.*, t. 113, p. 408.
- 66 CRAIB, W. H. (1928). — « A study of the electrical field surrounding skeletal muscle. » *Jour. of Physiol.*, t. 66, p. 49.
- 67 CREHORE, A. C. et WILLIAMS, H. B. (1913). — « Electric currents in conductors with distributed capacity considered in relation to the propagation of the nerve impulse. » *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, t. 11, p. 58.
- 68 CREMER, M. (1924). — « Ueber die Berechnung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven auf Grund der Stromtheorie der Erregungsleitung. » *Beiträge z. Physiol.*, t. 2, p. 31.
- 69 CURIE, P. — *Œuvres de Pierre Curie*. Publiées par les soins de la Société française de Physique, 1908, Gauthier-Villars, Paris.

D

- 70 DAVIS, H. (1923). — « The relationship of the chronaxie of muscle to the size of the stimulating electrode. » *Journ. of Physiol.*, t. 57, p. LXXXI.
- 71 DAVIS, H. (1926). — « The conduction of nerve impulse. » *Physiol. Rev.*, vol. 6, p. 547.
- 72 DAVIS, H., FORBES, A., BRUNSWICK, D. et HOPKINS, A. (1926). — « Studies of the nerve impulse. II. The question of decrement. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 76, p. 448.
- 73 DENNY-BROWN, D. (1929). — « On the nature of postural reflexes. » *Proc. Roy. Soc.*, t. 104 B, p. 252.
- 74 DÉRIAUD, R. (1929). — *Recherches sur l'excitation électrique par interruption de courant*. Thèse de sciences, Paris.
- 75 DÉRIAUD, R. et LAUGIER, H. (1924). — « Recherches quantitatives sur l'excitation électrique par des interruptions de courant. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 91, p. 1025.
- 76 DÉRIAUD, R. et LAUGIER, H. (1927). — « Recherches quantitatives sur l'excitation électrique par les interruptions de courant. Etude de la loi d'excitation. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 96, p. 517.
- 77 DÉRIAUD, R. et LAUGIER, H. (1927). — « Recherches quantitatives sur l'excitation électrique par les interruptions de courant. Détermination d'une constante de temps. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 96, p. 519.
- 78 DÉRIAUD, R. et MONNIER, A. M. (1925). — « Etude et enregistrement du courant d'action du nerf de Lillie. » *Ann. de physiol. et de Physicochim. biol.*, t. 1, p. 162.
- 79 DIETERICI, C. (1901). — *Ann. der Physik*, t. 5, p. 51.
- 80 DUBUISSON, M. (1932). — « Recherches sur les variations de la vitesse d'excitabilité du cœur battant spontanément. » *Arch. Int. Physiol.*, t. 35, p. 85.

E

- 81 EBBECKE (1926). — *Arch. f. d. ges. Physiol.*, v. 212, p. 121.
- EBBECKE (1927). — *Arch. f. d. ges. Physiol.*, v. 216, p. 472.
- 82 EBBECKE (1926). — *Deutsch. med. Woch.*, n° 38.
- 83 EBBECKE (1926). — *Zeit. f. d. ges. Exp. med.*, vol. 50, p. 258.
- 84 ECCLES, J. C. et SHERRINGTON, C. S. (1930). — « Reflex summation in the ipsilateral spinal flexion reflex. » *Journ. of Physiol.*, v. 69, p. 1.
- 85 ECCLES, J. C. et SHERRINGTON, C. S. (1930). — « Flexor reflex responses to successive afferent volleys. » *Journ. of Physiol.*, t. 70, p. xxv.
- 86 ECCLES, J. C. et SHERRINGTON, C. S. (1931). — « Studies on the flexor reflex. VI. Inhibition. » *Proc. Roy. Soc.*, t. 109, p. 91.
- 87 ENGELMANN (1870). — « Beiträge zur allgemeinen Muskel und Nerven Physiologie. I. Ueber die electrische Erregung der Ureter, mit Be-

- merkungen über die electrische Erregung in allgemein. » *Pflüg. Arch.*, t. 3, p. 247.
- 88 ENGELMANN (1896). — *Pflüg. Arch.*, vol. 62, p. 400.
- 89 ERLANGER, J. E. (1905). — « On the union of a spinal nerve with the vagus nerve. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 13, p. 372.
- 90 ERLANGER, J. E. (1906). — « Further studies on the physiology of heart block. The effects of extra systoles upon the dog's heart and upon strips of terrapin's ventricle in the various stages of the block. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 16, p. 160.
- 91 ERLANGER, J. E. et BLAIR, E. A. (1931). — « The irritability changes in nerve in response to subthreshold induction shocks, and related phenomena including the relatively refractory phase. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 99, p. 108.
- 92 ERLANGER, J. E. et BLAIR, E. A. (1931). — « The irritability changes in nerve in response to subthreshold constant currents, and related phenomena ». *Amer. Jour. of Physiol.*, v. 99, p. 129.
- 93 ERLANGER, J. E. et GASSER, H. S. (1927). — « The absolutely refractory phase of the α β and γ fibers in the sciatic nerve of the frog. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 81, p. 473.
- 94 ERLANGER, J. E. et GASSER, H. S. (1930). — « The action potential in fibers of slow conduction in spinal roots and somatic nerves » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 92, p. 43.
- 95 ERLANGER, J. E., GASSER, H. S. et BISHOP, G. H. (1924). — « The compound nature of the action current as disclosed by the cathod ray oscillograph », *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 70, p. 624.
- 96 EUCKEN (1908). — « Zur Theorie der electrischen Nervenreizung durch Kondensatorentladung. » *Pflüg. Arch.*, t. 123, p. 454.

F

- 97 FABRE, Ph. (1927). — « L'excitation neuro-musculaire par les courants progressifs chez l'homme. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 184, p. 699.
- 98 FABRE, Ph. (1927). — « L'excitation neuro-musculaire par ondes cunéiformes. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 184, p. 1486.
- 99 FABRE, Ph. (1927). — « Relation entre la constante linéaire et la chronaxie. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 185, p. 300.
- 100 FABRE, Ph. (1927). — « Distinction entre les mesures d'excitabilité et les mesures de vitesse d'excitabilité neuro-musculaire : un nouveau test. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 185, p. 1216.
- 101 FABRE, Ph. (1928). — « Théorie cinétique de l'excitation neuro-musculaire par ondes brèves. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 187, p. 482.
- 102 FABRE, Ph. (1931). — « Excitation par ondes brèves et par courants progressifs : dualité des processus biologiques mis en jeu. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 108, p. 1248.
- 103 FABRE, Ph. (1932). — « Sur l'interprétation des écarts à la loi hyperbolique d'excitabilité dans l'électrotonus. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 109, p. 942.

- 104 FABRE, Ph. (1932). — « Sur l'efficacité excitatrice des décharges de condensateur au-dessous de la rhéobase. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 194, p. 2084.
- 105 FABRE, Ph. et DESGREZ, H. (1926). — *Jour. de radiologie et d'électrologie*, t. X, p. 459.
- 106 FABRE, Ph. et FAIDHERBE, P. (1933). — « Constance de la pente limite, variations inverses de la chronaxie et de la constante linéaire au cours de l'électrotonus des nerfs. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 196, p. 134.
- 107 FESSARD, A. (1931). — « Les rythmes nerveux et les oscillations de relaxation. » *Année psych.*, t. 32, p. 49.
- 108 FICK, A. (1863). — *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen*. Braunschweig, 68 p., in-4°.
- 109 FIELD, H. et BRÜCKE, E. T. (1926). — « Erregbarkeit und Chronaxie des Herzens während der Vaguswirkung. » *Pflüg. Arch.*, t. 213, p. 715.
- 110 FILON G. (1910). — « Variation de la vitesse de l'excitabilité avec la température. » *Jour. de Physiol. et de Path. gén.*, t. 13, p. 19.
- 111 FORBES, A. (1929). — « The mechanism of reaction. » *The foundations of exp. psych.* Worcester. Mass Clark University Press, p. 128.
- 112 FORBES, A. et GREGG, A. (1915). — « Electrical studies in mammalian reflexes. II. The correlation between strength of stimuli and the direct and reflex nerve response. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 39, p. 172.
- 113 FORBES, A., RAY, L. H. et GRIFFITH, F. R. (1923). — « The nature of the delay in the response to the second of two stimuli in nerve and in nerve-muscle preparation. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 66, p. 553.
- 114 FORBES, A., SMITH, LAMBERT, CAVENESS and DERBYSHIRE (1933). — « The central inhibition mechanism investigated by means of antidromic impulses. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 103, p. 131.
- 115 FRÉDÉRICQ, H. (1924). — « L'action bathmotrope du pneumogastrique cardiaque appréciée chez le chien par la mesure de la chronaxie du myocarde ventriculaire. » *Arch. Int. de Physiol.*, t. 23, p. 168.
- 116 FRÉDÉRICQ, H. (1925). — « Action des poisons modificateurs du rythme cardiaque sur la chronaxie du ventricule. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 92, p. 739.
- 117 FRÉDÉRICQ, H. (1926). — « Démonstration par des expériences chronaximétriques de l'action bathmotropique directe des nerfs extrinsèques du cœur. » *Arch. Int. de Physiol.*, vol. 27, p. 42.
- 118 FRÉDÉRICQ, H. (1930). — « Action des nerfs inhibiteurs sur la chronaxie cardiaque, nerveuse et musculaire de *Limulus polyphemus*. » *Arch. Int. de Physiol.*, vol. 32, p. 126.
- 119 FRÉDÉRICQ, H. et FLORKIN, M. (1927). — « Les variations saisonnières de la chronaxie des muscles lisses. » *Arch. Int. de Physiol.*, vol. 28, p. 21.
- 120 FRÉDÉRICQ, H. et GUÉBEN, G. (1932). — « Dispositif utilisant les courants d'action du cœur en vue d'exciter celui-ci à des moments précis de la révolution cardiaque, au moyen de courants d'intensité et de durée mesurables. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 109, p. 955.
- 121 FRÉDÉRICQ, L. (1880). — *Arch. f. Physiol. Leipzig*, vol. 68, p. 71.

- 122 FULTON, J. F. (1926). — *Muscular contraction and the reflex control of movement*. Baltimore and London.

G

- 123 GARTEN, S. (1909). — *Zeitschr. f. Biol.*, vol. 52, p. 252.
- 124 GASKELL, W. H. (1887). — « On the action of muscarine upon the heart and on the electrical changes in the non-beating cardiac muscle brought about by stimulation of the inhibitory and augmentor nerves. » *Journ. of Physiol.*, vol. 8, p. 404.
- 125 GASKELL, W. H. (1898). — *The contraction of cardiac muscle*. Text book of Physiol., by Schäfer, E. A. Henry Frowde and Hodder and Soughton, London, p. 169.
- 126 GASSER, H. S. (1928). — « The relation of the shape of the action potential of nerve to conduction velocity. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 84, p. 699.
- 127 GASSER, H. S. (1928). — « The recording of single nerve action potentials with the cathod ray oscillograph and the analysis of a volley from the central nervous system into a phrenic nerve. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 85, n° 2.
- 128 GASSER, H. S. et ERLANGER, J. E. (1922). — « A study of the action currents of nerve with the cathod ray oscillograph. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 62, p. 496.
- 129 GASSER, H. S. et ERLANGER, J. E. (1925). — « The nature of conduction of an impulse in the relatively refractory period. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 73, p. 613.
- 130 GASSER, H. S. et ERLANGER, J. E. (1927). — « The rôle played by the sizes of the constituent fibers of a nerve trunk in determining the form of its action potential wave. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 80, p. 522.
- 131 GASSER, H. S. et ERLANGER, J. E. (1930). — « On the ending of the axon action potential. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 94, p. 247.
- 132 GASSER, H. S. et GRAHAM, H. T. (1932). — « The end of the spike potential of nerve and its relation to the beginning of the after potential. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 101, p. 316.
- 133 GASSER, H. S. et GRAHAM, H. T. (1932). — « Potentials produced in the spinal cord by stimulation of dorsal roots. » *Résumé des communications au XIV^e Congrès Internat. de Physiol.*, Rome 1932, p. 92.
- 134 GERARD, R. W. (1931). — « Nerve conduction in relation to nerve structure. » *Quart. Rev. of Biol.*, vol. 6, p. 59.
- 135 GERARD, R. W. (1932). — « Nerve metabolism. » *Physiol. Reviews*, vol. 12, p. 469.
- 136 GILDEMEISTER, M. (1908). — *Pflüg. Arch.*, t. 124, p. 447.
- 137 GILDEMEISTER, M. (1910). — « Die allgemeine Gesetze des elektrischen Reizes. » *Pflüg. Arch.*, t. 131, p. 199.
- 138 GILDEMEISTER, M. (1913). — « Die allgemeinen Gesetze des elektrischen Reizes. I. Die Nutzzeit und ihre Gesetze. » *Z. f. Biol.*, t. 62, p. 358.

- 139 GILSON, A. S. (1932). — « Vagal depression of the turtle atrium. A study of the integration of effect of nerve impulses. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 100, p. 459.
- 140 GILSON, A. S. et PEUGNET, H. B. (1932). — « The effects upon cardiac musculature of subthreshold electrical currents. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 100, p. 671.
- 141 GOTCH, F. et BURCH, 1899. — « Electrical response of nerve to two successive stimuli. » *Jour. of Physiol.*, vol. 24, p. 410.
- 142 GOTCH, F. et HORSLEY, V. (1891). — « On the Mammalian nervous system its functions and their localisation determined by an electrical method. » *Phil. Trans.*, 1891, B, p. 267.
- 143 GÖTHLIN, G. F. (1910). — « Untersuchungen über Kapazität, Isolationswiderstand, Leitungswiderstand und Propagationsgeschwindigkeit für elektrische Stromstöße bei den Nervenfasern. » *Pflüg. Arch.*, t. 133, p. 87.
- 144 GRAHAM, H. T. et GASSER, H. S. (1931). — « Modifications of nerve response by veratrine protoveratrine and aconitine. » *Jour. of Pharm.*, XLIII, p. 163.
- 145 GRUNDFEST, H. (1932). — « Excitability of the single nerve-muscle complex. » *Journ. of Physiol.*, vol. 76, p. 95.
- 146 GUILET, A. (1913). — *Propriétés cinématiques fondamentales des vibrations*, Gauthier-Villars, Paris.
- 147 GUTTON, C. (1926). — *Radiotechnique générale*, Baillière et fils, Paris.

II

- 148 HEINBECKER, P. (1923). — « Stimulation of nerve at the anode with short induction shocks. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 86, p. 423.
- 149 HEINBECKER, P. (1931). — « Effect of anoxemia, carbon dioxide and lactic acid on electrical phenomena of myelinated and amyelinated fibres of the autonomic nervous system. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 96, p. 613.
- 150 HEINBECKER, P. et BISHOP, G. H. (1929). — « Differentiation between types of fibers in certain components of involuntary nervous system. » *Proc. Soc. exp. Biol. and Med.*, vol. 26, p. 645.
- 151 HERING, E. (1889). — « Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz. » *Lotos*, vol. 9, p. 35.
- 152 HERMANN, L. (1897-1898). — *Arch. f. d. ges. Physiol.*, vol. 67, p. 257 et vol. 71, p. 277.
- 153 HERMANN, L. (1906). — « Ueber indirekte Muskelreizung durch abgebrochene Kondensatorentladungen. » *Pflüg. Arch.*, t. 127, p. 172.
- 154 HILL, A. V. (1910). — « A new mathematical treatment of changes of ionic concentration in Muscle and Nerve under the action of electric currents with a theory as to their mode of excitation. » *Jour. of Physiol.*, t. 40, p. 190.
- 154 HILL, A. V. (1932). — *Chemical wave transmission in nerve*, Cambridge bis University Press.
- 155 HOFFMANN, F. B. (1903). — *Pflüg. Arch.*, t. 93, pp. 186 et 484, t. 103, p. 291.

- 156 HOORWEG, L. (1892). — « Ueber die elektrische Nerven-erregung. » *Pflüg. Arch.*, t. 52 p. 87.

J

- 157 JASPER, H. H. (1932). — « A laboratory study of diagnostic indices of bilateral neuro-muscular organisation in stutterers and normal speakers. » *Psychol. Monographs*, vol. 43.
- 158 JASPER, H. H. (1932). — « L'action asymétrique des centres sur la chronaxie des nerfs symétriques droit et gauche chez la grenouille. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 110, p. 376.
- 159 JASPER, H. H. (1932). — « L'action asymétrique des centres sur la chronaxie des nerfs symétriques droit et gauche chez les mammifères. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 110, p. 702.
- 160 JASPER, H. H. et MONNIER, A. M. (1933). — « Pseudochronaxies des systèmes neuromusculaires des crustacés dues à la réponse rythmique du nerf. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 112, p. 233.

K

- 161 KATO, G. (1924). — *The theory of decrementless conduction in narcotised region of nerve*. Tokyo.
- 162 KATO, G. (1926). — *The further studies on decrementless conduction*. Tokyo.
- 163 KATO, G. et collaborateurs (1929). — « Explanation of Wedensky inhibition. » Part. I. *Amer. Jour. of Physiol.*, t. 89, p. 471.
- 163^{bis} KATO, G. et collaborateurs (1929). — « Explanation of Wedensky inhibition. » Part. II. Explanation of « paradoxes stadium » in the sense of Wedensky. *Amer. Jour. of Physiol.*, t. 89, p. 692.
- 164 KENNELLY, A. E. (1923). — *Electrical vibration instruments*. MacMillan, New-York.
- 165 KENNELLY, A. E. — *The application of hyperbolic functions to electrical engineering problems*. The McGraw-Hill book Cy, New-York.
- 166 KOENIG, J. (1870). — « Beiträge zur Theorie der elektrischen Nervenreizung. » *Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wiss.*, Wien, Math. Natur. Kl., t. 62, p. 537.
- 167 KOENIGS, G. (1912). — « Recherches sur l'excitabilité des nerfs vasomoteurs. » *Jour. de Physiol. et de Path. gén.*, t. 14, p. 721.
- 168 KOENIGS, G. (1915). — *Excitabilité des nerfs vasomoteurs et pigmentomoteurs*. Thèse de Sciences, Paris.
- 169 KRIES (VON) (1884). — « Ueber die Abhängigkeit der Erregungsvorgänge von dem zeitlicher Verlauf der zur Reizung dienenden Elektrizitäts Bewegungen » *Arch. f. Physiol.*, p. 337.
- 170 KRONECKER, H. (1868). — « Die Genesis of Tetanus. » *Arch. f. Anat. Physiol. u. wissenschaft. Med.*
- 171 KÜHNE, W. cité par SCHAFFER. — *Untersuch. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg*, t. 3, p. 149.

- 172 KUPALOW, P. S. (1929). — « Recherches sur les lois de sommation dans les réflexes médullaires ipsilatéraux. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 100, p. 1022.

L

- 173 LAPICQUE, L. (1907). — « Plan d'une théorie physique du fonctionnement des centres nerveux. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 63, p. 787.
- 174 LAPICQUE, L. (1908). — « Excitation par double condensateur. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 64, p. 336.
- 175 LAPICQUE, L. (1909). — « Définition expérimentale de l'excitabilité. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 67, p. 280.
- 176 LAPICQUE, L. (1910). — « Principe pour une théorie du fonctionnement nerveux élémentaire. » *Revue gén. des Sciences*, 15 février.
- 177 LAPICQUE, L. (1912). — « Excitabilité des nerfs itératifs. Théorie de leur fonctionnement. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 155, p. 70.
- 178 LAPICQUE, L. (1925). — « Sur la théorie de l'addition latente. » *Ann. de Physiol. et de Physicochim. Biol.*, t. 1, p. 132.
- 179 LAPICQUE, L. (1926). — *L'excitabilité en fonction du temps*, Les Presses Universitaires de France.
- 180 LAPICQUE, L. (1927). — « Un nouveau pas vers la théorie de l'excitation électrique. Perturbation ionique, perturbation colloïdale et phénomène antagoniste. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 96, p. 619.
- 181 LAPICQUE, L. (1930). — « Physiologie générale du système nerveux. » *Nouveau traité de psychologie*, par G. DUMAS, Alcan, Paris.
- 182 LAPICQUE, L. (1931). — « Has the muscular substance a longer chronaxie than the nervous substance. » *Jour. of Physiol.*, vol. 73, p. 189.
- 183 LAPICQUE, L. (1931). — « On Electric stimulation of muscle through Ringer's solution. » *Jour. of Physiol.*, t. 73, p. 219.
- 184 LAPICQUE, L. (1932). — « Retrograde polarization, a theory of systematic errors in measurements of muscular chronaxie through Ringer's fluid or with large electrodes. » *Jour. of Physiol.*, vol. 76, p. 261.
- 185 LAPICQUE, L. (1933). — « Alpha and gamma curves in slow muscles. » *Jour. of Physiol.*, vol. 76, p. 1.
- 186 LAPICQUE, L. et M. (1908). — « Excitation par double condensateur : influence de la température et de la vitesse propre du nerf. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 64, p. 589.
- 187 LAPICQUE, L. et M. (1908). — « Sur le mécanisme de la curarisation. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 65, p. 733.
- 188 LAPICQUE, L. et M. (1910). — « Détermination de la chronaxie par décharges de condensateurs. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 67, p. 283.
- 189 LAPICQUE, L. et M. (1910). — « L'addition latente et ses rapports avec le paramètre chronologique de l'excitabilité. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 150, p. 796.
- 190 LAPICQUE, L. et M. (1912). — « Curarisation par la vératrine ; antagonismes dans la curarisation. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 72, p. 283.

- 191 LAPICQUE, L. et M. (1912). — « Mesure analytique de l'excitabilité réflexe. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 72, p. 871.
- 192 LAPICQUE, L. et M. (1913). — « Action locale de la strychnine sur les nerfs, hétérochronismes non curarisants ; poisons pseudo-curarisants. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 74, p. 1012.
- 193 LAPICQUE, L. et M. (1928). — « Modifications des chronaxies motrices périphériques par les centres nerveux supérieurs. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 99, p. 1390.
- 194 LAPICQUE, L. et M. (1928). — « La chronaxie de subordination ; sa régulation réflexe. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 99, p. 1947.
- 195 LAPICQUE, L. et M. (1929). — « Recherches sur l'excitabilité réflexe au moyen du réflexe dorso-cutané de la grenouille. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 101, p. 1083.
- 196 LAPICQUE, L. et M. (1932). — « Expériences sur les muscles lents, pour l'interprétation des mesures de chronaxie dans l'eau physiologique. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 111, p. 554.
- 197 LAPICQUE, L. et BOIGEY (1912). — « Recherches sur l'excitabilité des vaso-moteurs. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 72, p. 367.
- 198 LAPICQUE, L. et M. et FILON, G. (1910). — « Variation de la vitesse de l'excitabilité avec la température. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 68, p. 925.
- 199 LAPICQUE, L. GASSER, H. S. et DESOILLE, H. (1925). — « Relation entre le degré d'hétérogénéité des nerfs et la complexité de leur courant d'action. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 92, p. 9.
- 200 LAPICQUE, L. et KAJIWARA, S. (1930). — « Changements dans les chronaxies périphériques sous l'influence de l'alcool. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 105, p. 632.
- 201 LAPICQUE, L. et LAUGIER, H. (1927). — « Accroissement de l'efficacité de l'excitation électrique par son interruption momentanée. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 96, p. 616.
- 202 LAPICQUE, L. et LEGENDRE, R. (1913). — « Relation entre le diamètre des fibres nerveuses et leur rapidité fonctionnelle. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 157, p. 1163.
- 203 LAPICQUE, L. et MEYERSON, J. (1912). — « Recherches sur l'excitabilité du pneumogastrique. Première approximation de la chronaxie des nerfs d'arrêt du cœur. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 72, p. 63.
- 204 LAPICQUE, M. (1921). — « Corrélation entre l'imbibition du muscle et sa chronaxie. » *Jour. de Physiol. et Path. gén.*, t. 19, p. 127.
- 205 LAPICQUE, M. (1923). — « Action des centres encéphaliques sur la chronaxie des nerfs moteurs. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 86, p. 46.
- 206 LAPICQUE, M. (1930). — « Influence du thalamus sur la chronaxie du nerf moteur. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 105, p. 848.
- 207 LAPICQUE, M. et NATTAN-LARRIER, M. (1926). — « Actions antagonistes du calcium et du potassium sur l'imbibition et la chronaxie musculaire. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 94, p. 808.
- 208 LAPICQUE, M. et VEIL, C. (1916). — « Vitesses musculaires mesurées par la chronaxie dans les différentes cavités du cœur et les faisceaux de passage. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 163, p. 103.

- 209 LAPICQUE, M. et VEIL, C. (1924). « Chronaxie des fibres de Purkinje dans le cœur. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 91, p. 368.
- 210 LAPICQUE, M. et VEIL, C. (1924). — « Modifications de la chronaxie du ventricule et du faisceau auriculo-ventriculaire pendant l'excitation du pneumogastrique. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 91, p. 1207.
- 211 LAPICQUE, M. et VEIL, C. (1927). — « Vitesses de conduction dans l'oreillette et les divisions principales du faisceau de His. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 97, p. 127.
- 212 LASSALLE, H. et E. (1928). — « Excitabilité neuro-musculaire — Sur une nouvelle expression théorique des intensités des stimuli liminaires en fonction de leur durée. » *Ann. de Physiol. et de Physico-chim. biol.*, t. 4, p. 323.
- 213 LAUGIER, H. (1921). — *Electrotonus et excitation. Recherches sur l'excitation d'ouverture*. Thèse de sciences, Paris.
- 214 LAUGIER, H. (1922). — « La théorie de l'excitation et l'efficacité des ondes en échelons. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 86, p. 722.
- 215 LAUGIER, H. (1932). — « Sur les variations inverses de la chronaxie et de la rhéobase au cours de diverses interventions expérimentales. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 109, p. 1317.
- 216 LAUGIER, H., LIBERSON, W. et NEOUSSIKINE, B. (1930). — « Variations de la chronaxie en fonction de la posture chez l'homme. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 191, p. 1079.
- 217 LE CORBEILLER, Ph. (1931). — « Les systèmes auto-entretenus et les oscillations de relaxation. » *Conférences d'actualités scientifiques et industrielles*, Hermann, Paris.
- 218 LEDUC, A. (1924). — *Thermodynamique*, Doin, Paris.
- 219 LEVIN (1927). — « Fatigue, retention and action current recovery in crustacean nerve. » *Jour. of Physiol.*, t. 63, p. 113.
- 220 LILLIE, R. S. (1914). — « The conditions determining the rate of conduction in irritable tissues and especially nerve. » *Amer. Jour. of Physiol.*, t. 34 p. 414.
- 222 LILLIE, R. S. (1916). — « Electrolytic local action as the basis of propagation of the excitation wave. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 41, p. 126.
- 223 LILLIE R. S. (1922). — *Protoplasmic action and nervous action*. The University of Chicago Press.
- 224 LUCAS, Keith (1907). — « The excitable substances of Amphibian muscles. » *Jour. of Physiol.*, t. 36, p. 113.
- 225 LUCAS, Keith (1908). — « The « all or none » contraction of the amphibian skeletal muscle fibre. » *Jour. of Physiol.*, vol. 38, p. 113.
- 226 LUCAS, Keith (1910). — « Summation of subliminal stimuli. » *Jour. of Physiol.*, vol. 39, p. 461.
- 227 LUCAS, Keith (1911). — « On the transference of the propagated disturbance from nerve to muscle, with especial reference to the apparent inhibition described by Wedensky. » *Jour. of Physiol.*, vol. 43, p. 46.
- 228 LUCAS, Keith (1917). — *The conduction of the nervous impulse*. Longmans, London.

M

- 229 MACDONALD, J. S. (1905). — « The structure and function of nerve fibres. » *Proc. R. S.*, vol. 76 B, p. 322.
- 230 MACFARLANE, A. (1897). — « Application of hyperbolic analysis to the discharge of a condenser. » *Trans. Am. Inst. El. Engrs.*, vol. 14, p. 163.
- 231 MAZOUÉ, H. (1930). — *Variations de l'excitabilité de la moelle épinière sous l'influence de certains agents physiques ou chimiques*. Thèse de Sciences, Paris.
- 232 MEEK, W. J. et EYSTER, J. A. E. (1912). — « Electrical changes in the heart during vagus stimulation. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 30, p. 271.
- 233 MEYERHOF, O. (1929). — *Naturwissenschaften*, t. 17, p. 283.
- 234 MEYERS, L. (1915). — « Galvanometric studies of the cerebellar function. » *Jour. of the Amer. Medic. Assoc.*, t. 65.
- 235 MEYERSON, J. (1912). — « Recherches sur l'irritabilité des fibres inhibitrices du pneumogastrique. » *Jour. de Physiol. et de Path. gén.*, t. 14, p. 270.
- 236 MILNER, S. R. (1905). — « On the polarization at a metallic anode. » *The philosophical Magaz.*, vol. 9, p. 645.
- 237 MONNIER, A. M. (1920). — « Etude sur le nerf artificiel de Lillie. » *Ann. de Physiol. et de Physicochim. biol.*, t. 1, p. 16.
- 238 MONNIER, A. M. (1928). — « Sur la détermination analytique du coefficient d'équivalence entre les ondes rectangulaires et les décharges de condensateur. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 98, p. 290.
- 239 MONNIER, A. M. (1930). — « On the relation between the shape of stimulus and the shape of the nerve action potential. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 93, p. 772.
- 240 MONNIER, A. M. (1930). — « Mathematical analysis applied to some functions of the nervous system. » *Collecting Net Woods Hole*, vol. 5, n° 6.
- 241 MONNIER, A. M. (1930). — « L'oscillographe cathodique. Ses applications en physiologie. » *Bull. de la Soc. Philom. de Paris*, t. 19, p. 56.
- 242 MONNIER, A. M. (1932). — « Les méthodes modernes d'enregistrement des phénomènes électrophysiologiques transitoires. » *Rapport 6 de la X^e section du Congrès Intern. d'Electricité*, Paris, 1932.
- 242^{bis} MONNIER, A. M. (1933). — *La subordination nerveuse. Son mécanisme physicochimique*. Sous presse aux *Arch. Int. de Physiol.*
- 243 MONNIER, A. M. et MONNIER-DUMONT, A. (1930). — « Etude du nerf de la ligne latérale de *Mustelus Canis* au moyen de l'oscillographe cathodique. » *Ann. de Physiol. et de Physicochim. Biol.*, t. 4, p. 693.
- 244 MONNIER, A. M. et DUBUISSON, M. (1931). — « Etude à l'oscillographe cathodique des nerfs pédieux de quelques arthropodes. » *Arch. Int. Physiol.*, t. 34, p. 25.
- 245 MONNIER, A. M. et DUBUISSON, M. (1931). — « Les potentiels d'action du

- cordon nerveux ganglionnaire cardiaque de *Limulus polyphemus* observés à l'oscillographe cathodique. » *Arch. Int. Physiol.*, t. 34, p. 196.
- 246 MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. (1932). — « Relation entre la vitesse de propagation de l'influx nerveux et la chronaxie de subordination. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 110, p. 286.
- 247 MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. (1932). — « Recherches de la relation entre les potentiels d'action élémentaires et la chronaxie de subordination. Nouvelle démonstration du fonctionnement par « Tout ou Rien » de la fibre nerveuse. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 110, p. 547.
- 248 MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. (1932). — « Relation entre le potentiel de démarcation d'un nerf et la chronaxie de subordination. Analogie avec l'électrotonus. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 110, p. 549.
- 249 MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. (1932). — « Action des centres sur les diverses caractéristiques de la fibre nerveuse. Analogie avec l'électrotonus. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 194, p. 2240.

N

- 250 NACHMANSOHN (1929). — *Bioch. Z.*, t. 213, p. 263.
- 251 NATTAN-LARRIER, M. (1928). — *Relation entre l'imbibition et la chronaxie du muscle strié*. Thèse de Sciences, Paris.
- 252 NECHELES, H. et GERARD, R. W. (1930). — « The effect of carbon dioxide on nerve. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 93, p. 318.
- 253 NERNST, W. (1908). — I. « Zur Theorie der elektrischen Nervenreizung. » *Nachrichten K. ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math. Phys. Kl.*, p. 104.
- 253^{bis} NERNST, W. (1908). — II. « Zur Theorie der elektrischen Reizes. » *Pflüg. Arch.*, t. 122, p. 275.
- 254 NERNST, W. et BARRATT (1904). — « Ueber die elektrischen Nervenreizung durch Wechselströme. » *Zeitsch. f. Elektroch.*, t. 35, p. 664.

O

- 255 OZORIO DE ALMEIDA, M. (1926). — « Sur la théorie de l'addition latente. » *Ann. de Physiol. et Physico-chim. Biol.*, t. 2, p. 103.
- 256 OZORIO DE ALMEIDA, M. (1927). — « Sur la théorie de l'excitation électrique des nerfs et des muscles. » *Ann. de Physiol. et de Physico-chim. Biol.*, t. 3, p. 129.
- 257 OZORIO DE ALMEIDA, M. (1931). — « Nouvelles recherches sur la théorie de l'excitation électrique. » *Ann. de Physiol. et de Physico-chim. Biol.*, t. 7, p. 109.
- 258 OZORIO DE ALMEIDA, M. et CHAUCHARD, A. et B. (1927). — « Sur les excitations par des courants progressifs dans lesquels on introduit des lacunes. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 96, p. 1265.
- 259 OZORIO DE ALMEIDA, M. (1931). — « Variations de la rhéobase et de la chronaxie en fonction de la distance des électrodes. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 108, p. 1090.

- 260 OZORIO DE ALMEIDA, M. (1931). — « Sur l'excitation transversale des nerfs. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 108, p. 1092.

R

- 261 RAIROUD, J. — *Appareils et Méthodes de Mesures mécaniques*. Collection Armand Colin, n° 99.
- 262 RICHTER, Ch. (1877). — *Travaux du laboratoire de M. Marey*. V. III, p. 97.
- 263 ROSENBERG, H. et SAGER, O. (1931). — « Ueber den Einfluss höher Zentren auf die Leitungsgeschwindigkeit des peripheren Nerven. » *Pflüg. Arch. Phys.*, t. 228, p. 423.
- 264 ROSENBLUETH, A. (1932). — « The chemical mediation of autonomic nervous impulses as evidenced by summation of responses. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 102, p. 12.
- 265 ROTH (1888). — *Arch. f. d. ges. Physiol.*, vol. 42, p. 91.
- 266 ROTHÉ, E. (1903). — *Contribution à l'étude de la polarisation des électrodes*. Thèse de Sciences, Paris.
- 267 RUDEANU, A. (1933). — *Contribution à l'étude expérimentale de la chronaxie de subordination. Relation avec la coordination des mouvements*. Thèse de Sciences, Paris.
- 268 RUSHTON, W. A. H. (1930). — « Excitable substances in the nerve-muscle complex. » *Jour. of Physiol.*, v. 70, p. 317.
- 269 RUSHTON, W. A. H. (1932). — « Identification of Lucas's excitability. » *Jour. of Physiol.*, vol. 75, p. 445.
- 270 RYLANT, P. (1926). — « Conduction intra-auriculaire chez le Mammifère. » *Arch. Int. de Physiol.*, t. 27, p. 225.
- 271 RYLANT, P. (1931). — « La conduction dans le cœur du mammifère. » *Arch. Int. de Physiol.*, vol. 33, fasc. 4.

S

- 272 SAMOILOV, A. (1913). — « Die Aenderung der Stärke des Demarkationsstromes des Froschherzventrikels durch Vagusreizung. » *Zbl. f. Physiol.*, t. 27, p. 575.
- 273 SAMOILOV, A. et KISSELEFF (1927). — *Pflüg. Arch.*, t. 215, p. 699.
- 274 SCHMITT, F. O. (1928). — « Conduction in depressed cardiac muscle and its relation to the theory of partial heart block. » *Amer. Jour. of Physiol.* vol. 85, p. 332.
- 275 SCHMITT, F. O. et ERLANGER, J. E. (1928). — « Directional differences in the conduction of the impulse through heart muscle and their possible relation to extrasystolic and fibrillary contractions. » *Amer. Jour. of Physiol.*, vol. 87, p. 326.
- 276 SCHRIEVER, H. (1932). — « Ueber Einschleichen von Strom. I. Mitteilung. Versuch der Aufstellung allgemeiner Gesetzmässigkeiten. » *Z. Biol.*, t. 93, p. 123.
- 277 SCHRIEVER, H. (1932). — « Ueber Einschleichen von Strom. II. Mitteilung. quantitative Verschiedenheiten. » *Z. Biol.*, t. 91, p. 173.

- 278 SCHRIEVER, H. (1933). — « Ueber Einschleichen von Strom. III. Mittheilung zur physikalischen Deutung. » *Z. Biol.*, t. 93, p. 249.
- 279 SHERRINGTON, C. S. (1906). — On innervation of antagonistic muscles. IX. Successive spinal induction. » *Proc. Roy. Soc.*, t. 77 B, p. 478.
- 280 SHERRINGTON, C. S., CREED, R. S., DENNY-BROWN, D., ECCLES, J. C. et LIDDELL, E. G. T. (1932). — *Reflex activity of the spinal cord*. Clarendon Press, Oxford.
- 281 STROHL, A. (1922). — « Etude comparée de l'excitation électrique par des courants d'intensité constante ou à brusque variation. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 86, p. 273.
- 282 STROHL, A. et DESGREZ, H. (1927). — « Modèle schématique reproduisant les conditions physiques de l'excitation électrique chez l'homme. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 96, p. 1347.

T

- 283 TIEGERSTEDT, R. (1880). — *Studien u. mechanisch. Nervenreizung*.
- 283^{bis} TISSOT, C. (1905). — *Etude de la résonance des systèmes d'antennes*. Thèse de Sciences, Paris.

U

- 284 UMRATH, K. — « Zur Theorie der elektrischen Erregung. » *Biologia generalis*, vol. I, p. 396.

V

- 285 VAN BOGAERT, A. (1933). — *Nouvelle méthode pour la détermination des chronaxies myocardique et hisienne*. Thèse de Sciences, Paris.
- 286 VAN DER HEYDE, H. C. (1923). — *Quelques phénomènes vitaux en fonction de la température. B. Relation entre les changements de la température et la grandeur de la chronaxie*. Thèse de Sciences, Paris.
- 287 VAN DER POL, B. et VAN DER MARK, M. J. (1928). — « Le battement du cœur considéré comme oscillation de relaxation et un modèle électrique du cœur. » *L'onde électrique*, n° 81, p. 365.
- 288 VEIL, C. (1919). — *Excitabilité et conductibilité dans le cœur*, Thèse de Sciences, Paris.
- 289 VEIL, C. et VAN BOGAERT, A. (1930). — « Les deux chronaxies du cœur mesurées sélectivement suivant la direction du courant électrique. » *C. R. Ac. Sc.*, t. 191, p. 1077.
- 290 VÉSZI, Julius (1909). — « Zur Frage der Irreziprozität der Erregungsleitung in den Nervenzentren. » *Zs. allgem. Physiol.*, t. 10, p. 216.

W

- 291 WATTS (1925). — *Jour. Physiol.*, vol. 59, p. 143.

- 292 WEDENSKY, N. (1885). — « Ueber einige Beziehungen zwischen der Reizstärke und der Tetanushöhe bei indirecter Reizung. » *Pflüg. Arch.* t. 37, p. 69.
- 293 WEISS, G. (1901). — « Excitation du nerf par deux ondes successives et très courtes. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 101, 403.
- 294 WEISS, G. (1901). — « Rôle de la quantité d'électricité dans l'excitation des nerfs. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 101, p. 441.
- 295 WEISS, G. (1901). — « La loi de l'excitation électrique des nerfs. » *C. R. Soc. Biol.*, t. 101, p. 466.
- 296 WEISS, P. — Cité par OLLIVIER dans son *Cours de Physique générale*, t. 2. 1921.
- 297 WYSS, Oscar (1932). — « Selektive Reizung vasomotorischer Fasern im Nervus ischiadicus des Frosches. » *Résumé des communications*. XIV^e Congrès Internat. de Physiol., Rome, 1932.



TABLE DES MATIERES

	Page
INTRODUCTION : 1° Rappel des théories de l'excitation électrique .	1
2° Recherche d'une méthode pour la mise en équation des phénomènes de l'excitation électrique. Hypothèse de l'« état d'excitation »	6
CHAPITRE I. — <i>Schéma de l'excitation électrique :</i>	
a) Modèle électrique du schéma	13
b) Modèle hydraulique du schéma	20
CHAPITRE II. — <i>Stimulation par courants rectangulaires :</i>	
a) Loi d'excitation de fermeture	27
b) Loi d'excitation d'ouverture	30
c) Stimulation par interruption momentanée du courant :	
1° Excitation d'ouverture	32
2° Excitation de fermeture	34
3° Etude du temps de passage du courant précédent l'interruption	37
d) Différence d'allure entre les lois d'excitation de fermeture et d'ouverture	41
CHAPITRE III. — <i>Stimulation par courants variables :</i>	
a) Courants chevauchants	47
b) Courant en escalier	49
c) Courant alternatif	51
d) Relation entre la chronaxie et la période d'un courant alternatif d'intensité efficace égale à la rhéobase	53
CHAPITRE IV. — <i>Stimulation par courants progressifs :</i>	
a) Courant progressif linéaire indéfini. Pente limite	55
b) Courant progressif linéaire se terminant en plateau	57
c) Courant à établissement exponentiel	64
d) Efficacité comparée des courants à croissance exponentielle et des courants d'établissement linéaire suivi d'un plateau	65
e) Diminution de l'excitation d'ouverture par la lente décroissance du courant	68

	Pages
f) Stimulation par courant progressif linéaire brusquement interrompu	69
Ondes cunéiformes et constante linéaire de Fabre	70
g) Stimulation provoquée par une lacune introduite dans un courant progressif linéaire	79
CHAPITRE V. — <i>Stimulation par décharges de condensateur :</i>	
a) Réalisation du modèle électrique du schéma	83
b) Coefficient d'équivalence de la décharge de condensateur correspondant à la chronaxie	88
c) Fraction utile des décharges	88
CHAPITRE VI. — <i>Stimulation par décharges de double condensateur. Etude des phénomènes de pararésonance et de leurs analogies physiques :</i>	
a) Expression de l'état d'excitation lors de la pararésonance	103
b) Caractéristiques des courbes de pararésonance aplatissement et dissymétrie	105
c) Vérification au moyen du modèle électrique du schéma de l'excitation	107
CHAPITRE VII. — <i>Etude expérimentale de la stimulation par décharges de double condensateur de forme variable :</i>	
a) Circuit d'excitation	115
b) Méthode	122
c) Marche d'une expérience	128
d) Allure des lois d'excitation	131
e) Valeur du temps perdu en fonction de la durée de la décharge stimulante	135
f) Démonstration de la possibilité de l'excitation sélective	136
CHAPITRE VIII. — <i>Etude expérimentale de la forme du potentiel d'action et de sa durée en fonction de la chronaxie</i>	
CHAPITRE IX. — <i>Relation entre la durée du potentiel d'action et la durée de l'état d'excitation. Conséquence</i>	
a) Théorie de la conduction irréciproque	147
b) Conditions du passage de l'excitation entre deux éléments	148
c) Rétablissement de la conduction par excitations répétées	154
d) Justifications expérimentales de la théorie de la conduction irréciproque. Interprétation de la conduction dans le cœur et dans l'arc réflexe	157
e) Discussion de l'hypothèse de l'invariabilité de la chronaxie et de la durée du potentiel d'action en tous points d'une même cellule nerveuse	163

CHAPITRE X. — <i>L'addition latente de stimuli subliminaux réitérés et la sommation d'influx nerveux</i>	167
a) Sommation de deux influx successifs	180
b) Problème statistique de la sommation d'influx	185
c) Modifications de la réponse réflexe par certains agents. Cas de la strychnine	190
d) Sommation de plusieurs influx nerveux. Interprétation des expériences de Gilson et de Bishop et Heinbecker	196
CHAPITRE XI. — <i>Quelques modalités de l'inhibition centrale mises en évidence par le schéma de l'excitation</i> :	
a) Rappel des théories de l'inhibition	199
b) Interprétation des expériences de Bremer sur l'inhibition centrale	201
c) Nouvelle interprétation de l'inhibition de Wedensky. Son rôle dans l'atonie curarique	209
d) Essai d'explication du rebondissement de la secousse réflexe à la suite de la cessation de l'inhibition	217
CHAPITRE XII. — <i>Interprétation de la phase réfractaire relative. Variations des paramètres de l'excitabilité au cours du cycle cardiaque</i>	219
CHAPITRE XIII. — <i>Résumé des déductions tirées du schéma de l'excitation. Comparaison avec les résultats expérimentaux et notamment avec ceux de Bishop et d'Erlanger et Blair</i>	227
CHAPITRE XIV. — <i>Perfectionnement du schéma de l'excitation. Illustration des phénomènes de subordination et d'électrotonus</i> :	
a) La chronaxie de subordination	239
b) Mécanisme de la subordination nerveuse. Analogie avec l'électrotonus	241
c) Perfectionnement du schéma de l'excitation	243
d) Nouvel essai d'interprétation des résultats des expériences d'Erlanger et Blair	245
e) Variation de l'intervalle de sommation en fonction de l'intensité du stimulus et du degré de dépolarisation du nerf	249
f) Illustration des effets de l'électrotonus et de la subordination sur les paramètres de l'excitabilité	251
g) Signification de la chronaxie. Son rôle dans la mesure de l'inhibition. Nouvel aspect de la conduction irréciproque	258
h) Relation entre la polarisation physiologique et la vitesse de propagation du potentiel d'action	261

	Pages
i) Influence de la polarisation sur la diversité des chronaxies observées dans la série animale. Discussion de la relation entre la vitesse de propagation du potentiel d'action et la chronaxie	262
j) Interprétation des variations inverses de rhéobase et de chronaxie d'origine expérimentale	267
k) Variations apparentes des paramètres de l'excitabilité du nerf en fonction, soit de la distance des électrodes, soit de la proximité d'une lésion	269
l) Influence de la modification du schéma sur l'illustration des modes de stimulation précédemment étudiés. Cas des courants progressifs	272
CHAPITRE XV. — <i>Discussion de l'influence d'une déformation possible du courant stimulant par suite de la polarisation des tissus non excitables</i>	277
a) Courbes d'irritabilité d'Erlanger et Blair	281
b) Comparaison entre la loi d'excitation déduite du schéma et la loi expérimentale	282
c) Durées utiles des décharges de condensateur	284
d) Interprétation de la différence entre les seuils d'ouverture et de fermeture	286
e) Interprétation de certaines modalités de l'addition latente	289
f) Accroissement de l'efficacité du courant rhéobasique par une interruption momentanée	293
g) Variations de la chronaxie musculaire selon les conditions d'application du courant	294
CHAPITRE XVI. — <i>Rappel des hypothèses fondement de l'interprétation physique de l'excitation électrique. Conclusions</i>	297
BIBLIOGRAPHIE	305

Seconde thèse

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Asymétrie moléculaire

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 16 décembre 1933

Le Doyen de la Faculté des Sciences

Ch. MAURAIN

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris

S. CHARLÉTY

Imp. G. Thone
Liège (Belgique)